ZEITSCHRIFT

FÜR INDUKTIVE ABSTAMMUNGS- UND

VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN UND GELEITET

VON

CH. AUERBACH · H. BAUER · E. HADORN · A. KÜHN G. MELCHERS · F. OEHLKERS · K. PÄTAU · H. STUBBE

84. BAND 5. (SCHLUSS-)HEFT

MIT 61 TEXTABBILDUNGEN (ABGESCHLOSSEN AM 20. JANUAR 1953)



SPRINGER - VERLAG

1953



Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre.

Begründet 1908. Herausgegeben von C. Correns, V. Haecker, G. Steinmann, R. v. Wettstein, Erwin Baur u. a. Band I—81 (1944) Berlin, Gebr. Bornträger, ab Band 82 (1948) Berlin, Springer.

Die "Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre" erscheint nach Maßgabe des eingehenden Materials zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Manuskripte sind unter Berücksichtigung der besonderen Arbeitsrichtung an einen der nachstehenden Herausgeber zu senden:

Fräulein Dr. Charlotte Auerbach, Institute of Animal Genetics, Kings Buildings, West Mains Road, Edinburgh/Schottland,

Professor Dr. Hans Bauer, Wilhelmshaven, Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Anton-Dohrn-Weg,

Professor Dr. Ernst Hadorn, Zürich (Schweiz), Zoologisch vergleichend - anatomisches Institut der Universität, Künstlergasse 16,

Professor Dr. Alfred Kühn, Max-Planck-Institut für Biologie, Tübingen, Spemannstraße 34.

Professor Dr. Georg Melchers, Tübingen, Max-Planck-Institut für Biologie, Corrensstraße 1,

Professor Dr. Friedrich Oehlkers, Freiburg i. Br., Botanisches Institut, Schänzlestraße 9-11,

Professor Dr. Klaus Pätau, Department of Botany, Biology Building, University of Wisconsin, Madison 6, Wis. USA.,

Professor Dr. Hans Stubbe, Gatersleben (Bezirk Dessau), Institut für Kulturpflanzenforschung.

Es/wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Von jeder Arbeit werden 75 Sonderabdrucke unentgeltlich geliefert.

Dissertationen und Habilitationsschriften werden als solche nicht in die Zeitschrift aufgenommen. Ist eine in die Zeitschrift aufgenommene Arbeit als Dissertation oder Habilitationsschrift von einer Fakultät angenommen, darf dies durch eine Fußnote vermerkt werden. Mit allen für eine Dissertations- oder Habilitationsschrift notwendigen Sonderausstattungen (besonderer Titel, Lebenslauf usw.) befaßt sich der Verlag grundsätzlich nicht, er stellt jedoch den Doktoranden bzw. Dozenten den Satz zur Verfügung zwecks Anfertigung der Dissertations- bzw. Habilitationsexemplare.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz für Originalabhandlungen und kleinere Mitteilungen von DM 20.- für den 16seitigen Druckbogen.

Alle Korrekturen sind an

Professor Dr. Georg Melchers, (14b) Tübingen, Max-Planck-Institut für Biologie, Corrensstraße 1,

alle die Zeitschrift betreffenden geschäftlichen Mitteilungen an den

Springer-Verlag, (17a) Heidelberg, Neuenheimer Landstraße 24,

zu senden.

Die geschäftsführenden Herausgeber:

G. Melchers H. Stubbe

Berlin W 35

Reichpietschufer 20 Fernsprecher: 24 92 51

Vertriebsvertretung im Ausland:

Lange, Maxwell & Springer Ltd., 41-45 Neal Street, London W. C. 2

DIE ENDENBEZIFFERUNG DER CHROMOSOMEN EINIGER OENOTHEREN AUS DEM SUBGENUS RAIMANNIA.

Von E. HAUSTEIN.

Mit 14 Textabbildungen.

(Eingegangen am 24. März 1952.)

Die von Schwemmle erstmalig untersuchten Oe. Berteriana und Oe. odorata des Subgenus Raimannia hatten sich als außerordentlich günstige Objekte für Fragen der Plasma- und Plastidenvererbung erwiesen; zudem konnte hier erstmalig selektive Befruchtung nachgewiesen werden. Es schien daher wünschenswert, durch Einbeziehung weiterer — möglicherweise ähnlich geeigneter — Raimannien diese grundsätzlichen Befunde auf eine breitere Basis zu stellen. So waren noch weitere 8 Arten analysiert und auf ihre Brauchbarkeit für die spezielle Problemstellung hin untersucht worden, worüber zum Teil bereits berichtet wurde (Schwemmle und Zintl, Haustein). Mit der zunehmenden Zahl der untersuchten Arten war jetzt aber auch die Möglichkeit gegeben, die genetische Analyse durch die Bestimmung der Endenanordnung zu vervollständigen, die dann gleichzeitig auch die notwendige Grundlage für die (noch unveröffentlichten) eingehenden Untersuchungen an Trisomen bilden muß.

In der vorliegenden ersten Mitteilung soll die Endenbezifferung für die komplexheterozygotischen Oe. Berteriana, odorata, mollissima, campylocalyx und die homozygotischen Oe. argentinea und scabra durchgeführt werden. Daß die ebenfalls schon untersuchten Oe. Sellowii, stricta, oakesiana, brachycephala (Komplexheterozygoten) und Oe. longiflora (Homozygote) noch nicht einbezogen werden, hat mehrere Gründe. Oe. brachycephala muß ganz ausscheiden, da sowohl die gesamten Unterlagen als auch die Samen während des Krieges verlorengegangen sind. Für die anderen Arten liegt die Analyse schon längere Zeit zurück und die Diakinese-Konfigurationen mit den später in die Untersuchung einbezogenen Arten sind noch nicht bekannt. Weiter haben sich bei der Oe. longiflora zwischen den früheren und den jetzigen Befunden einige Widersprüche ergeben, die ihren Grund in einer Änderung des chromosomalen Gefüges der Oe. longiflora haben. Diese Tatsachen machen es erforderlich, die entsprechenden Verbindungen nochmals herzustellen und ihre Anordnungen zu bestimmen, um so eine einheitliche und vollständige Grundlage zu erhalten.

Wenn trotzdem schon über einen Teil der untersuchten Arten hier berichtet werden soll, so deshalb, weil bei diesen die zahlreichen Überprüfungen bei den möglichen Verbindungen keinerlei Widersprüche aufgezeigt haben.

Als Ausgangspunkt für die Endenbezifferung wurde willkürlich die Homozygote Oe. argentinea (h argentinea h argentinea) gewählt. Der $ha (= {}^h$ argentinea)-Komplex bildet nämlich mit einer Reihe anderer Komplexe verhältnismäßig kleine Ringe, so daß von hier aus leicht weitere Komplexe festgelegt werden können.

Als Grundlage für die folgenden Bestimmungen können dabei ausschließlich die Diakinese-Konfigurationen verwendet werden. Da die einzelnen Arten lediglich unter den speziellen Gesichtspunkten der Plasma- und Plastidenvererbung bzw. der selektiven Befruchtung untersucht wurden, war eine eingehende Komplexanalyse, wie sie etwa Renner für die Eu-Oenotheren durchgeführt hat, gar nicht beabsichtigt; Beobachtungen über Spaltungen nach einzelnen Faktoren (mit Ausnahme der Koppelungsgruppe $t \cdot s \cdot Ri$) und crossing-over liegen daher nicht vor und können zu einer Bestimmung nicht mit herangezogen werden.

Zur Systematik.

Die hier besprochenen Oenotheren waren in den früheren Arbeiten von Schwemmle und Mitarbeitern als Eu-Oenotheren bezeichnet worden gegenüber der Gruppe um Oe. biennis, die das Subgenus Onagra bildete. Nach der inzwischen erfolgten Neubearbeitung der Systematik der Gattung Oenothera durch Munz hat sich eine Umbenennung als notwendig erwiesen, indem jetzt die biennis-Gruppe das Subgenus Eu-Oenothera, die Gruppe um Oe. mollissima (das bisherige Subgenus Eu-Oenothera) dagegen nunmehr das Subgenus Raimannia bildet.

Was die Bestimmung der einzelnen Arten betrifft, so ist nach Munz (1935) und Hecht (1950) die bisher als Oe. argentinea bezeichnete Art eine homozygote Rasse der Oe. indecora CAMB. in Übereinstimmung mit Abb. 3 bei HECHT (l. c. S. 266). Es scheint jedoch zweckmäßig, wegen der unbekannten Herkunft unserer Rasse zur Unterscheidung von den anderen Rassen, die durch ihren Standort gekennzeichnet sind, weiterhin die Bezeichnung Oe. argentinea zu verwenden, bis sie sich einmal mit einer der amerikanischen Rassen identifizieren läßt. Die als Oe. Berteriana bezeichnete Art soll nach HECHT Oe. affinis CAMB. sein. Wie aber sowohl aus der Beschreibung bei Munz als noch deutlicher aus Abb. 1 bei Hecht (l. c. S. 260) hervorgeht, handelt es sich hier um ein offenbares Mißverständnis. Zudem ist es schwer vorstellbar, daß von dieser Art, deren beide Komplexe so außerordentlich stark voneinander verschieden sind, neben der komplexheterozygotischen Art mit einem 14-Ring phänotypisch nur wenig verschiedene homozygotische Rassen mit 7 Paaren vorkommen sollen. Bis zur endgültigen Klarstellung der Systematik dieser Art soll sie daher gleichfalls weiterhin noch unter ihrer alten Bezeichnung als Oe. Berteriana geführt werden.

Zweifelhaft scheint auch die Bestimmung von $Oe.\ longiflora$ zu sein. Sie stimmt in keiner Weise mit der bei Hecht (1950) für $Oe.\ longiflora$ L. gegebenen Beschreibung überein; außerdem besitzt sie als Homozygote 7 Paare, während von den 5 bei Hecht angeführten Rassen 4 einen 14-Ring, die 5. 12+2 bzw. 6+4+2.2 besitzt. Auch hier muß noch die endgültige Klärung abgewartet werden.

Bezeichnung der Komplexe.

Für die einzelnen Arten waren folgende Komplexbezeichnungen gewählt worden:

```
 \begin{array}{lll} \textit{Oe. Berteriana} & = B \cdot l \\ \textit{Oe. odorata} & = v \cdot I \\ \textit{Oe. mollissima} & = mk \cdot ml \\ \textit{Oe. campylocalyx} & = ck \cdot cl \\ \textit{Oe. argentinea} & = ha \cdot ha \ (haplo-argentinea) \\ \textit{Oe. scabra} & = hsc \cdot hsc \ (haplo-scabra). \\ \end{array}
```

Ergebnisse.

Tabelle 1. Übersicht über die verwendeten Konfigurationen.

	ha	hsc	v	I	B	ı	mk	ml	ck	cl
ha hsc	7.2 8+3.2									
v	10 + 2.2	10+4								
$\frac{I}{B}$	$4+4+3.2 \\ 6+6+2$	$4+5.2 \\ 12+2$	14	0.10.10						
l	8+4+2	$12+2 \\ 12+2$	10 + 2.2 14	$\begin{vmatrix} 6+6+2 \\ 8+4+2 \end{vmatrix}$	14					
mk ml	10+2.2 $4+4+3.2$	$\frac{14}{6+4.2}$	$\frac{12+2}{14}$	14	14	14				
ck		6+4.2 6+4+2.2		$\begin{vmatrix} 4+5.2 \\ 10+2.2 \end{vmatrix}$	$12+2 \\ 12+2$	$12+2 \\ 8+3.2$	14 14	12 + 2		
$\frac{cl}{II}$	12 + 2	8 + 4 + 2	$\begin{vmatrix} 8+4+2 \\ 14 \end{vmatrix}$		10 + 4	1	8+4+2		14	

Ausgangspunkt ist die homozygotische Oe. argentinea, für die wir festlegen:

$$hargentinea\ (ha)=1.2,\ 3.4,\ 5.6,\ 7.8,\ 9.10,\ 11.12,\ 13.14$$

Von hier aus können wir leicht eine Reihe weiterer Komplexe festlegen:

Aus $I \cdot ha = 4 + 4 + 3.2$ folgt, daß sich der I-Komplex der Oe. odorata von ha durch zwei einfache Austausche unterscheidet. Wir legen sie willkürlich fest als:

$$I = 1.4, 2.3, 5.8, 6.7, 9.10, 11.12, 13.14$$

Zur Bestimmung von hscabra (hsc) stehen jetzt zwei Kombinationen zur Verfügung:

$$hsc \cdot ha = 8 + 3.2$$

 $hsc \cdot I = 4 + 5.2$

Wenn wir berücksichtigen, daß ein Austausch zwischen zwei Chromosomen (also etwa der Übergang von 1.2+3.4 in 1.4+2.3), die in zwei Ringen liegen, diese beiden Ringe zu einem einzigen zusammenschließt, ein Austausch zwischen zwei Chromosomen, die in demselben Ring liegen, diesen entweder in seiner Größe (nicht aber Anordnung) unverändert oder in zwei Teilringe zerfallen läßt (Abb. 1), sind die beiden Anordnungen der $hsc \cdot ha$ und $hsc \cdot I$ nur dann miteinander vereinbar, wenn die vier ha-Chromosomen 1.2, 3.4, 5.6 und 7.8 in dem 8-Ring von $hsc \cdot ha$ liegen und die drei Paare 9.10, 11.12 und 13.14 sind (Abb. 2).

Weiter läßt sich ablesen, daß jeweils 1.2 und 3.4 sowie 5.6 und 7.8 benachbart sein müssen. Von den vier verschiedenen Möglichkeiten der gegenseitigen Lage wählen wir willkürlich die angegebene aus und bestimmen damit:

$$hsc = 1.4, 3.6, 5.8, 7.2, 9.10, 11.12, 13.14$$

Ebenso einfach gestaltet sich die Bestimmung des ml-Komplexes der Oe. mollissima, wobei wir nur die beiden folgenden Anordnungen zu verwenden brauchen:

$$ml \cdot ha = 4 + 4 + 3.2$$

 $ml \cdot I = 4 + 5.2$

Man sieht leicht, daß in dem einen 4-Ring von $ml \cdot ha$ die beiden ha-Chromosomen 1.2 und 3.4 in dem anderen die beiden ha-Chromosomen 5.6 und 7.8 liegen müssen, die drei Paare also wieder 9.10, 11.12 und 13.14 sind. Weiter muß die gegenseitige Lage der beiden Chromosomen in den 4-Ringen so sein, daß im einen Fall durch den Austausch von 1.2+3.4 bzw. 5.6+7.8, wie sie zwischen dem I- und dem ha-Komplex bestehen, der 4-Ring unverändert bleibt, im anderen Fall in zwei Paare zerfällt (Abb. 3). Wie ohne weiteres ersichtlich, können wir uns willkürlich für eine der beiden Möglichkeiten entscheiden. Wir bestimmen somit:

$$ml = 1.3, 2.4, 5.8, 6.7, 9.10, 11.12, 13.14$$

Da hsc bereits bekannt ist, die Kombination $ml \cdot hsc$ aber nicht zur Bestimmung von ml verwendet wurde, läßt sich die Konfiguration von $ml \cdot hsc$ voraussagen:

$$\frac{ml}{hsc} \bigg\} = < \frac{9.10}{9.10} > < \frac{11.12}{11.12} > < \frac{13.14}{13.14} > < \frac{5.8}{5.8} > \frac{1.3}{3.6} \frac{6.7}{7.2} \frac{2.4}{4.1} = 6 + 4 \cdot 2$$

in Übereinstimmung mit den tatsächlichen Befunden.

Die Bestimmung des ck-Komplexes der Oe. campylocalyx gelingt mit Hilfe der folgenden Kombinationen:

$$ck \cdot ha = 8 + 4 + 2$$

 $ck \cdot I = 10 + 2.2$
 $ck \cdot hsc = 6 + 4 + 2.2$
 $ck \cdot ml = 12 + 2$

Gehen wir aus von $ck \cdot hsc = 6 + 4 + 2.2$, so ist wegen $I \cdot hsc = 4 + 5.2$ die Anordnung $ck \cdot I = 10 + 2.2$ nur möglich, wenn von den beiden hsc-Chromosomen 2.7 und 3.6, die mit den I Chromosomen 2.3 und 6.7 den 4-Ring von $I \cdot hsc$ bilden, das eine im 6-Ring, das andere im 4-Ring von $ck \cdot hsc$ liegt (Abb. 4).

Wenn weiterhin an die Stelle der *I*-Chromosomen 1.4+2.3 bzw. 5.8+6.7 die ha-Chromosomen 1.2+3.4 bzw. 5.6+7.8 treten, so kann $I\cdot ck=10+2.2$ nur dann in $ck\cdot ha=8+4+2$ übergehen, wenn durch den einen der beiden Schritte ein Paar in den 10-Ring



Abb. 2. hsc · ha: weiß die ha-, schwarz die hsc-Chromosomen.

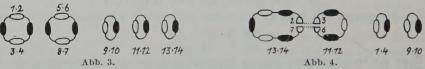
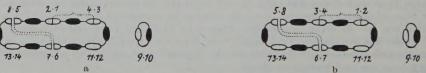


Abb. 3. $ml \cdot ha$: weiß die ha-, schwarz die ml-Chromosomen.

Abb. 4. $ck \cdot hsc$: weiß die hsc-, schwarz die ck-Chromosomen. Die eine der beiden möglichen Lagen von 2.7 und 3.6 eingezeichnet. Punktiert angedeutet der aus 6+4 entstehende 10-Ring von $I \cdot ck$.



Abb, 5a u. b. a Der durch Einbeziehung des Paar-Chromosoms 1.4 in den 10-Ring von $I \cdot ck$ entstehende 12-Ring. Eingezeichnet die Zerlegung in 8 + 4. Weiß die I- (bzw. ha-), schwarz die ck-Chromosomen. b Dasselbe für den Fall: 3.6 im 6-Ring, 2.7 im 4-Ring von ck. hsc-

einbezogen wird, also ein 12-Ring entsteht, der dann durch den zweiten Schritt in 8+4 zerfällt. Nun sind in dem 10-Ring von $I \cdot ck$ die I-Chromosomen 2.3 und 6.7, also muß entweder 1.4 auf dem einen Paar, 5.8 im 10-Ring sein oder umgekehrt. Das zweite Paar von $I \cdot ck$ ist dann eines von 9.10, 11.12, 13.14 (Abb. 5).

Da nun ml sowohl 5.8 als auch 9.10, 11.12 und 13.14 besitzt, scheidet wegen $ml \cdot ck = 12 + 2$ 5.8 als Paar von $I \cdot ck$ aus. 5.8 liegt, wie sich ohne weiteres aus der Figur ablesen läßt, im 6-Ring von $hsc \cdot ck$. Von den drei, den Komplexen ha, I, hsc und ml gemeinsamen Chromosomen 9.10, 11.12, 13.14 liegt also eines auf dem Paar, das zweite in dem 4-Ring und das dritte im 6-Ring von $hsc \cdot ck$. Wir bestimmen willkürlich: 9.10 bildet das Paar, 11.12 liegt im 4-Ring, 13.14 im 6-Ring (Abb. 4).

Wollen wir nun endgültig ck bestimmen, so haben wir 2 Fälle zu unterscheiden:

- 1. 2.7 liegt im 6-Ring, 3.6 im 4-Ring von $hsc \cdot ck$. Dazu läßt sich aus Abb. 5a ablesen: $ck_1=9.10,\ 1.4,\ 3.12,\ 11.6,\ 7.14,\ 13.8,\ 5.2$
- 2. 3.6 liegt im 6-Ring, 2.7 im 4-Ring von $hsc \cdot ck$. Dazu ergibt sich (Abb. 5b): $ck_2 = 9.10, 1,4, 2.12, 11.7, 6.14, 13.5, 8.3$

Beide sich so ergebenden Bezifferungen von ck sind aber in Wirklichkeit gleichwertig, sie geben keine grundsätzlich voneinander verschiedenen Möglichkeiten. Es handelt sich lediglich um eine Umbenennung der einzelnen Enden.

Schreiben wir nämlich jeweils statt 1-4, 5-8, 2-3, 6-7, 3-2, 7-6, 4-1, 8-5,

(7.4)

und lassen 9.10, 11.12 und 13.14 unverändert, so gehen ha, l, hsc und ml in sich, ck_1 in ck_2 über; Anordnung und Reihenfolge der in den einzelnen Komplexverbindungen vereinigten Chromosomen bleiben davon unberührt. Wir können also willkürlich eine der beiden Formeln auswählen; wir entscheiden uns für:

 $ck \ (= ck_1) = 1.4, 9.10, 3.12, 11.6, 7.14, 13.8, 5.2$

Zur Bestimmung des l-Komplexes der Oe. Berteriana $(B \cdot l)$ stehen uns nachfolgende Konfigurationen zur Verfügung: $l \cdot ha = 8 + 4 + 2$

Abb. 6. Abb. 7. Abb. 6. $l \cdot I$: weiß die I-, schwarz die l-Chromosomen. Die beiden durch die verschiedene Lage von 2.3 und 6.7 gegebenen Möglichkeiten.

Abb. 7. Oben: Schema zum ersten Beispiel; unten: Schema zum zweiten Beispiel. Punktiert angedeutet der Zerfall des 12-Ringes in 8 $\,+\,4$.

Da der I-Komplex durch den einfachen Austausch von 2.3+6.7 gegen 2.7+3.6 in hsc übergeht, folgt aus $l\cdot I=8+4+2$ und $l\cdot hsc=12+2$, daß von den beiden I-Chromosomen 2.3 und 6.7 das eine in dem 8-Ring, das andere im 4-Ring von $l\cdot I$ liegt; ferner, daß das Paar bei $l\cdot I$ und $l\cdot hsc$ dasselbe ist (Abb. 6).

Da sich in ähnlicher Weise I und ml nur durch den einfachen Austausch von 1.4+2.3 gegen 1.3+2.4 unterscheidet, folgt aus $l\cdot I=8+4+2$ und $l\cdot ml=12+2$, daß sich von den beiden I-Chromosomen 1.4 und 2.3 das eine in dem 8-Ring, das andere im 4-Ring befindet, das Paar bei $l\cdot I$ und $l\cdot ml$ wiederum identisch ist (Abb. 6).

Schließlich geht $l \cdot I = 8 + 4 + 2$ durch zwei einfache Austausche (1.4 + 2.3 gegen 1.2 + 3.4 bzw. 5.8 + 6.7 gegen 5.6 + 7.8) in $l \cdot ha = 8 + 4 + 2$ über; da nun 1.4 und 2.3 auf zwei verschiedenen Ringen liegen, nämlich eines auf dem 8-Ring, das andere auf dem 4-Ring von $l \cdot I$, entsteht durch den Übergang von 1.4 + 2.3 in 1.2 + 3.4 auf alle Fälle ein 12-Ring; in diesem muß daher das I-Chromosom 5.8 so zu dem I-Chromosom 6.7 gelegen sein, daß durch den zweiten Austausch von 5.8 \cdot +6.7 gegen 5.6 + 7.8 der 12-Ring wieder in 8 + 4 zerfällt (Abb. 7). Weiter sehen wir, daß das Paar bei allen 4 Verbindungen $l \cdot ha$, $l \cdot I$, $l \cdot hsc$ und $l \cdot ml$ identisch ist und eines von 9.10, 11.12 oder 13.14 sein muß.

Wenn wir nun, ausgehend von $l\cdot I=8+4+2$, die unter diesen Voraussetzungen möglichen Anordnungen für l anschreiben wollen, haben wir zunächst 2 Fälle zu unterscheiden.

1. 2.3 liegt im 8-Ring, 6.7 im 4-Ring (Abb. 6, oben). Da 1.4, wie wir eben sahen, nicht auf demselben Ring liegen kann wie 2.3, ist seine Lage dadurch auch bestimmt; es muß ebenfalls im 4-Ring liegen. Für 5.8 bleiben dann in dem 8-Ring noch zwei Möglichkeiten übrig, während sich in die drei restlichen Chromosomen (das Paar-Chromosom und zwei im 8-Ring) 9.10, 11.12 und 13.14 teilen.

2.6.7 liegt im 8-Ring, 2.3 im 4-Ring (Abb. 6, unten). Die Lage von 1.4, das jetzt im 8-Ring liegen muß, ist nicht mehr eindeutig; doch scheidet von den drei Möglichkeiten für die Lage von 1.4 innerhalb des 8-Ringes diejenige aus, wo 1.4 6.7 gegenüberliegt. In diesem Falle müßte nämlich 5.8 entweder auf einem der beiden freien Plätze anschließend an 6.7 liegen; durch den Austausch von 5.8+6.7 gegen 5.6+7.8 würde dann aber jeweils ein Paar entstehen (also 10+2); oder 5.8 müßte im 4-Ring liegen, dann würden durch den Austausch zwei 6-Ringe gebildet. Die angegebene Lage von 1.4 gegenüber 6.7 ist also unmöglich.

Es sind so im ganzen 12 Möglichkeiten vorhanden, innerhalb deren jedoch noch die Stellung von 9.10, 11.12 und 13.14 variabel ist. Zwei davon (je eine aus den beiden obigen

Fällen) seien als Beispiel angeschrieben.

Aus der ersten der beiden angezeichneten Möglichkeiten (Abb. 7, oben), die sich dadurch aus $l \cdot I$ ergibt, daß der erste Austausch von 1.4 + 2.3 gegen 1.2 + 3.4 bereits durchgeführt ist, aus 8 + 4 + 2 also 12 + 2 entstanden ist, und wo durch ein \times je eines der 3 Chromosomen 9.10, 11.12 und 13.14 bezeichnet ist, ergibt sich durch Variation dieser 3 Chromosomen für l:

$$\begin{array}{c} 9.10 \;\; [3.5, \; 11.12, \; 13.14] \\ l=4.6, \; 7.1, \; 2.8, \; 11.12 \;\; [3.5, \; \; 9.10, \; 13.14] \\ 13.14 \;\; [3.5, \; \; 9.10, \; 11.12] \end{array}$$

Die eckigen Klammern [] sollen dabei andeuten, daß die Enden der in ihr zusammengefaßten Chromosomen so miteinander vertauscht sind, daß die neue Endenanordnung mit der ursprünglichen einen (in diesem Falle) 6-Ring bildet. Damit sind alle Möglichkeiten erschöpft.

Aus der zweiten angezeichneten Anordnung (Abb. 7, unten,) die eine Möglichkeit des zweiten Falles darstellt, ergeben sich für l die folgenden Möglichkeiten:

$$l=1.7,\ 4.8,\ \begin{array}{c} 9.10\ [6.5,\ 11.12]\ [2.3,\ 13.14]\\ 9.10\ [6.5,\ 13.14]\ [2.3,\ 11.12]\\ 11.12\ [6.5,\ 9.10]\ [2.3,\ 13.14]\\ 11.12\ [6.5,\ 13.14]\ [2.3,\ 9.10]\\ 13.14\ [6.5,\ 9.10]\ [2.3,\ 11.12]\\ 13.14\ [6.5,\ 11,12]\ [2.3,\ 9.10] \end{array}$$

Insgesamt seien die 12 Möglichkeiten nachfolgend angeschrieben, wobei wir aber der Einfachheit halber an Stelle der drei in ihrer Stellung variablen Chromosomen 9.10, 11.12 und 13.14 jeweils ein × setzen:

```
\begin{array}{c} \times, \ 7.1, \ 2.8, \ 6.4, \ [3.5, \ \times, \ \times] \\ \times, \ 6.1, \ 2.5, \ 7.4, \ [3.8, \ \times, \ \times] \\ \times, \ 6.4, \ 3.5, \ 7.1, \ [2.8, \ \times, \ \times] \\ \times, \ 7.4, \ 3.8, \ 6.1, \ [2.5, \ \times, \ \times] \\ \times, \ 7.4, \ 3.8, \ 5.2, \ [6.1, \ \times, \ \times] \\ \times, \ 6.4, \ 3.5, \ 8.2, \ [1.7, \ \times, \ \times] \\ \times, \ 7.1, \ 2.8, \ 5.3, \ [4.6, \ \times, \ \times] \\ \times, \ 6.1, \ 2.5, \ 8.3, \ [4.7, \ \times, \ \times] \\ \times, \ [6.5, \ \times] \ 8.1, \ [2.3, \ \times] \ 4.7 \\ \times, \ [7.8, \ \times] \ 5.1, \ [2.3, \ \times] \ 4.6 \\ \times, \ [6.5, \ \times] \ 8.4, \ [2.3, \ \times] \ 1.7 \\ \times, \ [7.8, \ \times] \ 5.4, \ [2.3, \ \times] \ 1.6 \end{array}
```

Eine Einschränkung der so auf Grund der Anordnungen von $l \cdot ha$, $l \cdot I$, $l \cdot hsc$ und $l \cdot ml$ bedingten Möglichkeiten gestattet nun die Anordnung von $l \cdot ck = 8 + 3.2$, wobei wir zunächst die Tatsache benützen wollen, daß l und ck drei Paare gemeinsam haben.

Es erübrigt sich dabei, die Klammerausdrücke im einzelnen auszuschreiben; es genügt, für jedes einzelne ck-Chromosom nachzusehen, ob es in irgendeiner der Kombinationen vorkommen kann. Es ergeben sich so die nachstehend angeschriebenen 6 Möglichkeiten für l, wobei die drei Paar-Chromosomen fett gedruckt sind:

```
1. 9.10, 6.1, 2.5, 7.4, 3.12, [8.11, 13.14]
2. 9.10, 6.1, 2.5, 7.4, 8.13, [3.14, 11.12]
3. 9.10, 7.4, 3.8, 5.2, 6.11, [1.12, 13.14]
4. 9.10, 6.1, 2.5, 8.3, 7.14, [4.13, 11.12]
5. 9.10, 7.14, 8.13, 5.1, 2.12, 3.11, 4.6
6. 9.10, 7.14, 8.13, 5.4, 2.12, 3.11, 1.6
```

Die ersten 4 Möglichkeiten lassen sich dabei noch weiter bestimmen auf Grund der Tatsache, daß $l\cdot ck$ einen 8-Ring besitzt:

1. 9.10, 6.1, 2.5, 7.4, 3.12, 8.14, 11.13 2. 9.10, 6.1, 2.5, 7.4, 8.13, 3.11, 14.12 3. 9.10, 7.4, 3.8, 5.2, 6.11, 1.13, 12.14 4. 9.10, 6.1, 2.5, 8.3, 7.14, 4.12, 13.11

Weiter läßt sich jedoch, allein aus $l \cdot ha$, $l \cdot I$, $l \cdot hsc$, $l \cdot ml$ und $l \cdot ck$ keine Möglichkeit mehr ausschließen.

Als nächstes sei der B-Komplex der Oe. Berteriana $(B \cdot l)$ behandelt. Zwar haben wir hier 6 Beziehungen zur Bestimmung, dafür weisen aber die meisten größere Ringe auf.

 $B \cdot ha = 6 + 6 + 2$ $B \cdot I = 6 + 6 + 2$ $B \cdot hsc = 12 + 2$ $B \cdot ml = 12 + 2$ $B \cdot ck = 12 + 2$ $B \cdot l = 14$

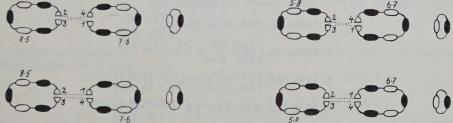


Abb. 8. $B \cdot I$: weiß die I-, schwarz die B-Chromosomen. Die vier Möglichkeiten aus der wechselseitigen Lage der I-Chromosomen 2.3 und 5.8 (bzw. 1.4 und 6.7) innerhalb des 6-Ringes.

Als Ausgangspunkt nehmen wir $B \cdot I = 6 + 6 + 2$ (Abb. 8). Wir können dann im einzelnen folgende Aussagen machen:

1. Aus $B \cdot hsc = 12 + 2$ folgt, da sich der I- und der hsc-Komplex nur durch den einfachen Austausch von 2.3 + 6.7 (I) gegen 2.7 + 3.6 (hsc) unterscheiden, daß von den beiden I-Chromosomen 2.3 und 6.7 2.3 im einen und 6.7 im anderen 6-Ring liegt; das Paar ist in beiden Fällen dasselbe.

2. Aus $B \cdot ml = 12 + 2$ folgt, da sich der I- und der ml-Komplex nur durch den einfachen Austausch von 1.4 + 2.3 (I) gegen 1.3 + 2.4 (ml) unterscheiden, daß das I-Chromosom 1.4 im gleichen 6-Ring wie 6.7 liegt. Das Paar ist bei beiden Kombinationen gleich.

3. Nehmen wir noch den Übergang von $B \cdot I = 6 + 6 + 2$ in $B \cdot ha = 6 + 6 + 2$ mit den zwei einfachen Austauschen von 1.4 + 2.3 gegen 1.2 + 3.4 bzw. 5.8 + 6.7 gegen 5.6 + 7.8, so entsteht durch den ersten Austausch (1.4 + 2.3 gegen 1.2 + 3.4) wegen 1. und 2. zunächst ein 12-Ring, der durch den nachfolgenden zweiten Austausch (5.8 + 6.7 gegen 5.6 + 7.8) wieder in 6 + 6 zerfallen muß, daher also, wie unmittelbar aus der Figur abzulesen ist, 5.8 im gleichen 6-Ring wie 2.3 liegen muß. Das Paar ist wiederum bei $B \cdot I$ und $B \cdot ha$ gleich. Als Ergebnis aus $B \cdot ha$, $B \cdot I$, $B \cdot hsc$ und $B \cdot ml$ können wir also folgendes sagen:

Bei $B \cdot I$ liegen in dem einen 6-Ring die beiden I-Chromosomen 1.4 und 6.7, im zweiten 6-Ring die beiden I-Chromosomen 2.3 und 5.8. Das Paar ist bei allen 4 Kombinationen gleich, und zwar eines von 9.10, 11.12 und 13.14.

Die Auswahl für das freie Paar können wir aber sogleich einschränken wegen $B \cdot l = 14$. Alle 6 Möglichkeiten für l haben ja 9.10 gemeinsam. 9.10 kann also nicht Paar von $B \cdot I$ sein. Dafür kommen nur mehr 11.12 und 13.14 in Betracht.

Wir haben somit, abgesehen von der nur teilweisen Festlegung der 3 Chromosomen 9.10, 11.12 und 13.14 im ganzen 4 Möglichkeiten der Anordnung bei $B \cdot I$ (Abb. 8). Ausgeschrieben geben diese die nachfolgenden Möglichkeiten für B:

11.12, 3.5, [8.2, 9.10] 7.1, [4.6, 13.14] [8.2, 13.14] [4.6, 9.10] 13.14, 3.5, [8.2, 9.10] 7.1, [4.6, 11.12] [8.2, 11.12] [4.6, 9.10]

Diese 16 Möglichkeiten (ohne Berücksichtigung der Tatsache, daß jede eckige Klammer selbst wiederum zwei verschiedene Möglichkeiten darstellt; im ganzen wären es also 64 verschiedene Möglichkeiten) können wir nun einschränken mit Hilfe von $B \cdot ck = 12 + 2$, wonach B und ck ein Chromosom gemeinsam haben. Darnach bleiben noch folgende Möglichkeiten übrig (wo das Paar mit ck jeweils fett gedruckt ist):

1. 11.12, 3.5, 8.13, 2.14, 7.1,
$$\begin{cases} 4.10, 6.9 \\ 4.9, 6.10 \end{cases}$$

2. 13.14, 3.5, $\begin{cases} 8.10, 2.9, & 7.1, 4.12, 6.11 \\ 8.9, & 2.10 \end{cases}$
3. 11.12, 2.5, $\begin{cases} 8.10, 3.9, & 7.4, \\ 8.9, & 3.10, \end{cases}$
4. 11.12, 2.5, 8.14, 3.13, 7.4, $\begin{cases} 1.10, 6.9 \\ 1.9, 6.10 \end{cases}$
5. 13.14, 2.5, $\begin{cases} 8.10, 3.9, & 7.4, 1.11, 6.12 = B(5) \\ 8.9, & 3.10 = B(5) \end{cases}$
6. 13.14, 2.5, 8.12, 3.11, 7.4, $\begin{cases} 1.10, 6.9 \\ 1.9, 6.10 \end{cases}$
7. 11.12, 2.8, $\begin{cases} 3.10, 5.9, 6.4, 1.13, 7.14 \\ 3.9, 5.10 \end{cases}$
8. 13.14, 2.8, 3.12, 5.11, 6.4, $\begin{cases} 1.10, 7.9 \\ 1.9, 7.10 \end{cases}$
9. 11.12, 3.8, $\begin{cases} 2.10, 5.9, 1.6, 4.13, 7.14 \\ 2.9, 5.10 \end{cases}$

Durch weitere Probe auf einen 12-Ring mit ck scheidet von 3. die Anordnung 1.14+6.13 aus, weil dadurch ein 4-Ring entsteht. 9. scheidet ganz aus, da ck 9.10+2.5 hat, also ebenfalls ein 4-Ring entsteht. Es bleiben also, ohne Probe mit l und abgesehen von den beiden Enden 9 und 10 für B 8 Möglichkeiten. Die zwischen den beiden Enden 9 und 10 noch mögliche willkürliche Auswahl soll erst später getroffen werden.

Prüfen wir nun die einzelnen B mit den 6 verschiedenen Möglichkeiten von l, so sehen wir erstens, daß die Möglichkeit B (6) wegen 2.5+3.11 mit allen 6 l mindestens ein Paar hat; B (6) scheidet also aus. Für die übrigen Möglichkeiten von B zeigt sich, daß sie nur mit bestimmten Möglichkeiten von l verträglich sind, und zwar sind es die folgenden:

$$\begin{array}{l} B\ (1) \ -\ l\ (3),\ l\ (4) \\ B\ (2) \ -\ l\ (1),\ l\ (2),\ l\ (5),\ l\ (6) \\ B\ (3) \ -\ l\ (6) \\ B\ (4) \ -\ l\ (5) \\ B\ (5) \ -\ l\ (5),\ l\ (6) \\ B\ (7) \ -\ l\ (1),\ l\ (2) \\ B\ (8) \ -\ l\ (3),\ l\ (4),\ l\ (6) \end{array}$$

Damit haben wir nun eine weitere Möglichkeit der Überprüfung. In der Komplexverbindung $(B \cdot l \times v \cdot I)$ $l \cdot I$ mit der Anordnung 8+4+2 wird neben dem l- und I-Komplex durch Austausch des 4-Ringes auch noch ein Austauschkomplex II gebildet; dieser hat also an Stelle der zwei I-Chromosomen des 4-Ringes die zwei l-Chromosomen des 4-Ringes zu

den restlichen fünf I-Chromosomen (der entsprechende Austauschkomplex mit fünf l- und zwei I-Chromosomen tritt nicht auf). Wir können somit zu jedem l den dazugehörenden II-Komplex bestimmen. Da andererseits die Anordnung der — etwa aus $l \cdot I \times B \cdot l$ erhältlichen — Komplexverbindung $B \cdot II$ mit 12+2 bekannt ist, ergibt sich hieraus eine neue Möglichkeit der Überprüfung.

Zu den einzelnen Möglichkeiten von l gehören die nachfolgenden Möglichkeiten von II:

```
zu l (1) und l (2): II (1, 2) = 1.6, 2.3, 5.8, 4.7, 9.10, 11.12, 13.14 zu l (3) und l (4): II (3, 4) = 1.4, 2.5, 3.8, 6.7, 9.10, 11.12, 13.14 zu l (5) und l (6): II (5, 6) = 1.4, 2.12, 3.11, 5.8, 6.7, 9.10, 13.14
```

Die Probe mit den dazugehörenden Möglichkeiten von B ergibt dann im einzelnen folgendes Resultat:

```
\begin{array}{lll} B\ (1)\cdot II\ (3,4) = & 6+6+2\\ B\ (2)\cdot II\ (1,2) = & 6+6+2\\ B\ (2)\cdot II\ (5,6) = & 12+2\\ B\ (3)\cdot II\ (5,6) = & 8+6\\ B\ (4)\cdot II\ (5,6) = & 8+6\\ B\ (5)\cdot II\ (5,6) = & 12+2\\ B\ (7)\cdot II\ (1,2) = & 6+6+2\\ B\ (8)\cdot II\ (3,4) = & 6+6+2\\ B\ (8)\cdot II\ (5,6) = & 6+6+2\\ \end{array}
```

Somit bleiben nach der Probe auf $B \cdot II = 12 + 2$ nur mehr die beiden nachfolgenden Möglichkeiten für B übrig:

$$B(2)=13.14,\ 3.5,\ 8.10,\ 2.9,\ \ 7.1,\ 4.12,\ 6.11\ \ +l(5),\ l(6)\ 8.9,\ 2.10$$
 $B(5)=13.14,\ 2.5,\ 8.10,\ 3.9,\ \ 7.4,\ 1.11,\ 6.12\ \ +l(5),\ l(6)\ 8.9,\ \ 3.10$

Gleichzeitig haben sich damit auch die Möglichkeiten für l eingeengt auf zwei:

$$l\left(5\right)=9.10,\ 7.14,\ 8.13,\ 5.1,\ 2.12,\ 3.11,\ 4.6$$
 $l\left(6\right)=9.10,\ 7.14,\ 8.13,\ 5.4,\ 2.12,\ 3.11,\ 1.6$

Zur Bestimmung des v-Komplexes der Oe. odorata (v, I) stehen uns 7 Konfigurationen zur Verfügung:

$$\begin{array}{l} v \cdot ha = 10 + 2.2 \\ v \cdot I = 14 \\ v \cdot hsc = 10 + 4 \\ v \cdot ml = 14 \\ v \cdot ck = 14 \\ v \cdot l = 14 \\ v \cdot B = 10 + 2.2 \end{array}$$

Die Komplexe hsc und I unterscheiden sich durch den einfachen Austausch von 2.7+3.6 gegen 2.3+6.7; aus $v\cdot hsc=10+4$ und $v\cdot I=14$ folgt daher, daß von den beiden hsc-Chromosomen 2.7 und 3.6 das eine auf dem 10-Ring, das andere auf dem 4-Ring liegt (Abb. 9). Die Komplexe I und ha unterscheiden sich durch die zwei einfachen Austausche von 1.4+2.3 bzw. 5.8+6.7 gegen 1.2+3.4 bzw. 5.6+7.8; aus $v\cdot I=14$ und $v\cdot ha=10+2.2$ folgt daher, daß in dem 14-Ring von $v\cdot I$ 1.4 neben 2.3, 5.8 neben 6.7 liegen muß (Abb. 10). Für die Anordnung der 4 I-Chromosomen 1.4, 2.3, 5.8, 6.7 in dem 14-Ring von $v\cdot I$ ergeben sich somit die 6 in Abb. 10 dargestellten Möglichkeiten. Ausgeschrieben ergeben diese die nachfolgenden Möglichkeiten für v:

```
1. 1.2, 3.8, 5.6, [7.4, 9.10, 11.12, 13.14]
2a. 1.2, [3.6, 9.10] 7.8, [5.4, 11.12, 13.14]
2b. 1.2, [3.6, 11.12] 7.8, [5.4, 9.10, 13.14]
2c. 1.2, [3.6, 13.14] 7.8, [5.4, 9.10, 11.12]
3. 3.4, 1.6, 7.8, [5.2, 9.10, 11.12, 13.14]
4. 3.4, 2.5, 7.8, [1.6, 9.10, 11.12, 13.14]
5a. 3.4, [2.7, 9.10] 5.6, [1.8, 11.12, 13.14]
5b. 3.4, [2.7, 11.12] 5.6, [1.8, 9.10, 13.14]
5c. 3.4, [2.7, 13.14] 5.6, [1.8, 9.10, 11.12]
6. 1.2, 4.7, 5.6, [8.3, 9.10, 11.12, 13.14]
```

Eine Prüfung der verschiedenen v mit ck ($v \cdot ck = 14$) ist ohne Ausschreiben der Klammern nur möglich auf das Auftreten von Paaren und kleineren Ringen. Daraufhin scheiden v (2b) wegen ck = 3.12, 11.6 und v (4) wegen ck = 2.5 aus.

Weiter führt die Probe mit B, da v mit B zwei Chromosomen gemeinsam hat $(v \cdot B =$

10 + 2.2). Diese Prüfung führt zu folgendem Resultat:

Mit v(1) ist höchstens ein [B(2)] oder kein Paar [B(5)] möglich.

Mit v (2a) ist mit beiden B höchstens ein Paar möglich.

Mit v (2c) ist höchstens ein [B (2)] oder kein Paar [B (5)] möglich.

Mit v (3) ist ebenso höchstens ein [B (2)] oder kein Paar [B (5)] möglich.

Mit v (5a) und v (5b) ist mit beiden B höchstens ein Paar möglich.

Mit v (5c) ist höchstens ein Paar möglich mit B (2), dagegen zwei Paare mit B (5), und zwar 8.10+1.11 oder 8.9+1.11.



Abb. 9. $v \cdot hsc$: weiß die hsc-, schwarz die v-Chromosomen. Punktiert angedeutet der Übergang zu $v \cdot I = 14$.

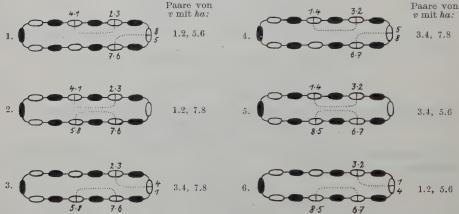


Abb. 10. $v \cdot I$: weiß die I-, schwarz die v-Chromosomen. Punktiert angedeutet die Paare beim Übergang von $v \cdot I$ zu $v \cdot ha$. Links: 2.7 im 10-Ring, 3.6 im 4-Ring von $v \cdot hsc$. Rechts: 2.7 im 4-Ring, 3.6 im 10-Ring von $v \cdot hsc$.

Mit v (6) ist höchstens ein Paar möglich mit B (2), zwei Paare wiederum mit B (5), und zwar kommen als Paare in Frage: 4.7 + 8.10; 4.7 + 3.9 bzw. 4.7 + 8.9; 4.7 + 3.10.

Durch die Probe auf zwei Paare bei $B \cdot v$ scheiden also weiterhin aus: v (1), v (2a), v (2c), v (3), v (5a) und v (5b). Gleichzeitig können wir auch von den beiden Möglichkeiten für B noch B (2) ausscheiden; wir haben somit nur mehr die einzige Möglichkeit B (5). Da die beiden Enden 9 und 10 bis jetzt noch völlig gleichwertig sind, können wir uns für eine der beiden Möglichkeiten von B (5) entscheiden; wir bestimmen willkürlich:

$$B = B (5) = 13.14, 2.5, 8.10, 3.9, 7.4, 1.11, 6.12$$

Für die weitere Prüfung läßt sich nun das Ausschreiben der eckigen Klammern nicht mehr vermeiden; doch macht dies jetzt keine große Arbeit mehr.

1. v (5e) + B (5) + l (5), l (6):

Die beiden Paare sind [nachdem B (5) jetzt eindeutig festgelegt] ist: 8.10 + 1.11; daraus ergibt sich für v:

$$v = 3.4, \begin{cases} 2.14, 7.13, 5.6, 1.11, 8.10, 9.12\\ 2.13, 7.14 \end{cases}$$

Beide Möglichkeiten und damit v (5c) überhaupt scheiden aus wegen v=3.4, 5.6, 1.11; diese 3 Chromosomen bilden sowohl mit l (5) = 3.11, 4.6, 1.5 als auch mit l (6) = 3.11, 1.6, 4.5 einen 6-Ring, während $l \cdot v = 14$ sein muß.

2.
$$v(6) + B(5) + l(5), l(6)$$
:

Als Paare kommen einmal in Frage: 4.7 + 8.10; dazu ergibt sich v als:

$$v = 1.2, 4.7, 5.6, 8.10, [3.9, 11.12, 13.14]$$

Unter den 8 Möglichkeiten, die durch die eckige Klammer dargestellt werden, sind nur zwei, die alle drei Bedingungen: $v \cdot ck = 14$, $B \cdot v = 10 + 2.2$ und $l \cdot v = 14$ erfüllen [und zwar mit l (5) und l (6)]; diese sind:

$$v = 1.2, 4.7, 5.6, 8.10, 3.14, \begin{cases} 9.11, 12.13 & \text{(a)} \\ 9.12, 11.13 & \text{(b)} \end{cases}$$

Weiterhin kommen als Paare in Betracht: 4.7 + 3.9; dazu ergibt sich v als

$$v = 1.2, 4.7, 5.6, 3.9, [8.10, 11.12, 13.14]$$

Unter den 8 Möglichkeiten der eckigen Klammer sind es wiederum 2, die allen drei Bedingungen $[v \cdot ck = 14, B \cdot v = 10 + 2.2, l \cdot v = 14, und zwar wiederum mit <math>l$ (5) und l (6)] genügen:

Da auch die Verbindung $v\cdot II$ bekannt ist $-v\cdot II=14$ — können wir unsere 4 Möglich-keiten von v auch daraufhin prüfen; der II-Komplex ist jetzt, da B eindeutig bestimmt ist, ebenfalls eindeutig, nämlich:

$$II = II (5, 6) = 1.4, 2.12, 3.11, 5.8, 6.7, 9.10, 13.14$$

Die Probe damit ergibt:

$$egin{array}{ll} v\ ({
m a})\cdot II &= 14 \ v\ ({
m b})\cdot II &= 10+4 \ v\ ({
m c})\cdot II &= 14 \end{array}$$

$$v(d) \cdot II = 8 + 6$$

Für v bleiben somit nur mehr die zwei Möglichkeiten:

$$v=1.2,\ 4.7,\ 5.6,\ 12.13, \left\{ \begin{matrix} 8.\overline{10}, & 3.14, & 9.11 & (1) \\ 3.9, & 10.14, & 8.11 & (2) \end{matrix} \right.$$

Die eindeutige Bestimmung von v wird uns gelingen mit Hilfe des cl-Komplexes der $Oe.\ campylocalyx\ (ck\cdot cl)$, wefür uns jetzt im ganzen 8 Bestimmungsgleichungen zur Verfügung stehen:

$$cl \cdot ha = 12 + 2$$

$$cl \cdot I = 12 + 2$$

$$cl \cdot hsc = 8 + 4 + 2$$

$$cl \cdot ml = 12 + 2$$

$$cl \cdot ck = 14$$

$$cl \cdot l = 12 + 2$$

$$cl \cdot B = 10 + 4$$

$$cl \cdot v = 8 + 4 + 2$$

Daraus läßt sich im einzelnen folgendes ablesen (Abb. 11):

1. Die Komplexe hsc und I unterscheiden sich nur durch den einfachen Austausch von 3.6 + 2.7 (hsc) gegen 2.3 + 6.7 (I); aus $cl \cdot hsc = 8 + 4 + 2$ und $cl \cdot I = 12 + 2$ folgt daher, daß von den beiden hsc-Chromosomen 3.6 und 2.7 in der Verbindung $cl \cdot hsc$ das eine auf dem 8-Ring, das andere auf dem 4-Ring liegen muß.

2. Die Komplexe I und ml unterscheiden sich nur durch den einfachen Austausch von 1.4 + 2.3 (I) gegen 1.3 + 2.4 (ml); aus $cl \cdot I = 12 + 2$ und $cl \cdot ml = 12 + 2$ folgt also, daß 1.4 und 2.3 so in dem 12-Ring von $cl \cdot I$ zueinander gelegen sein müssen, daß durch den Austausch kein Zerfall in zwei kleinere Ringe erfolgt.

3. Andererseits unterscheidet sich I von ha durch den reziproken Austausch von 1.4+2.3 (I) gegen 1.2+3.4 (ha); dadurch zerfällt auf jeden Fall der 12-Ring von $cl \cdot I$ in zwei kleinere Ringe. I und ha unterscheiden sich dann aber noch durch den zweiten einfachen Austausch von 5.8+6.7 (I) gegen 5.6+7.8 (ha); da $cl \cdot ha$ die Anordnung 12+2 hat, können wir über die Lage von 5.8 folgendes aussagen: Entsteht durch den ersten Austausch (1.4+2.3 gegen 1.2+3.4) aus dem 12-Ring von $I \cdot cl$ 10+2, dann muß 5.8, da sich 6.7 im 12-Ring befindet, auf dem Paar liegen, damit wieder 12+2 entsteht. Das Paar von $cl \cdot ha$ ist dann 1.2 oder 3.4 (Abb. 11, 1a, 1b).

Entstehen dagegen durch den ersten Austausch $(1.4+2.3~{\rm gegen}~1.2+3.4)$ aus dem 12-Ring zwei 6-Ringe oder 8+4, dann muß 5.8 so gelegen sein, daß durch den zweiten Austausch $(5.8+6.7~{\rm gegen}~5.6+7.8)$ die beiden Teilringe wieder zu einem 12-Ring zusammengefügt werden; es muß also 6.7 in dem einen und 5.8 in dem anderen Teilring gelegen sein. Das Paar ist dann also 11.12 oder 13.14, da wir 9.10 wegen $ck\cdot cl=14$ von vornherein ausschließen können (Abb. 11, 1c—e). Es wird genügen, die 5 verschiedenen Fälle für die gegenseitige Lage der einzelnen Chromosomen bei $cl\cdot l$ (12+2) anzuzeichnen, die sich ergeben, wenn bei $cl\cdot hsc$ (8+4+2) 2.7 im 8-Ring und 3.6 im 4-Ring liegt. Der andere Fall, nämlich 3.6 im 8-Ring und 2.7 im 4-Ring, liegt völlig entsprechend.

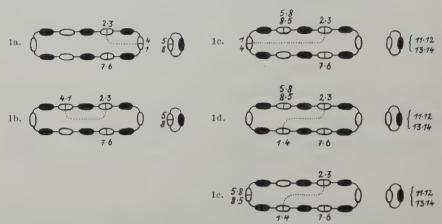


Abb. 11. $cl \cdot I$: weiß die I-, schwarz die cl-Chromosomen. Punktiert angedeutet der durch den Austausch von 1.4 \pm 2.3 gegen 1.2 \pm 3.4 erfolgte Zerfall des 12-Ringes in zwei Teilringe.

Daraus lassen sich folgende Möglichkeiten für cl ablesen:

```
1a. 3.4, 1.6, 5.8, [2.7, 9.10, 11.12, 13.14]
1b. 1.2, 5.8, [3.6, 9.10] [4.7, 11.12, 13.14]
              [3.6, 11.12] [4.7, 9.10, 13.14]
              [3.6, 13.14] [4.7, 9.10, 11.12]
1c. 2.5, 8.1, 11.12, [4.7, 9.10] [3.6, 13.14]
                     [4.7, 13.14] [3.6, 9.10]
              13.14, [4.7, 9.10] [3.6, 11.12]
                     [4.7, 11.12] [3.6, 9.10]
    2.8, 5.1, 11.12, [4.7, 9.10] [3.6, 13.14]
                     [4.7, 13.14] [3.6, 9.10]
             13.14, [4.7, 9.10] [3.6, 11.12]
                     [4.7, 11.12] [3.6, 9.10]
1d. 2.5, 4.7, 11.12, [1.8, 9.10] [3.6, 13.14]
                     [1.8, 13.14] [3.6, 9.10]
              13.14, [1.8, 9.10] [3.6, 11.12]
                     [1.8, 11.12] [3.6, 9.10]
    2.8, 4.7, 11.12, [1.5, 9.10] [3.6, 13.14]
                     [1.5, 13.14] [3.6, 9.10]
             13.14, [1.5, 9.10] [3.6, 11.12]
                     [1.5, 11.12] [3.6,
                                       9.107
1e. 4.7, 1.8, 11.12, [2.5, 9.10] [3.6, 13.14]
                     [2.5, 13.14] [3.6, 9.10]
             13.14, [2.5, 9.10] [3.6, 11.12]
                     [2.5, 11.12] [3.6, 9.10]
```

Liegt 3.6 im 8-Ring und 2.7 im 4-Ring, dann folgen daraus völlig entsprechend die nachstehenden Möglichkeiten:

dazu an Stelle von 3.8 und 4.5 dieselben Anordnungen mit 3.5 und 4.8.

dazu an Stelle von 3.8 und 4.5 dieselben Anordnungen mit 3.5 und 4.8.

dazu an Stelle von 4.5 und 3.8 dieselben Anordnungen mit 4.8 und 3,5.

Diese Möglichkeiten von cl sind nun der Reihe nach zu prüfen mit ck, l, B, und v (mit ha, I, hsc und ml sind sie ja auf Grund der Konstruktion verträglich).

1a.
$$cl = 3.4$$
, 1.6, 5.8, [2.7, 9.10, 11.12, 13.14].

Betrachten wir zunächst l (5), so kommt als Paar nur 2.12 in Frage, da 7.14 wegen ck=7.14 ausscheidet. Unter den 8 Möglichkeiten ist jedoch keine, die alle Bedingungen erfüllt.

Mit l (6) kommen (neben 7.14) 2.12 und 1.6 als Paar in Frage; da aber 1.6 stets vorhanden ist, ist 2.12 ausgeschlossen. Neben 2.12 scheidet auch 2.13 aus, weil 2.13 + 5.8 mit ck=2.5 + 8.13 einen 4-Ring bildet. Für das Ende 2 bleiben also folgende Möglichkeiten offen: 2.9, 2.10, 2.11 und 2.14; diese ergeben der Reihe nach:

```
\begin{array}{c} cl=3.4,\ 1.6,\ 5.8,\ 2.9,\quad [7.10,\ 11.12,\ 13.14]\\ 2.10,\ [7.9,\quad 11.12,\ 13.14]\\ 2.11,\ [7.12,\quad 9.10,\ 13.14]\\ 2.14,\ [7.13,\quad 9.10,\ 11.12] \end{array}
```

Die drei ersten Möglichkeiten mit 2.9, 2.10 und 2.11 scheiden aus; erst unter der letzten Möglichkeit mit 2.14 ist eine Anordnung, die für l=l (6) und v=v (2) allen Bedingungen genügt:

cl = 3.4, 1.6, 5.8, 2.14, 7.9, 13.12, 11.10

v (1) scheidet zu dieser Möglichkeit aus.

1b.
$$cl = 1.2, 5.8, [3.6, 9.10] [4.7, 11.12, 13.14]$$

scheidet aus, da als Paar mit l nur 7.14 in Frage kommt, das wegen ck=7.14 und $ck\cdot cl=14$ unverträglich ist.

Die zweite Möglichkeit:

$$cl = 1.2, 5.8, [3.6, 11.12] [4.7, 9.10, 13.14]$$

scheidet aus wegen ck=3.12+11.6, da sonst $ck\cdot cl$ zwei Paare oder einen 4-Ring hätte.

Die dritte Möglichkeit:

$$cl = 1.2, 5.8, [3.6, 13.14] [4.7, 9.10, 11.12]$$

scheidet aus, weil kein Paar mit l möglich ist.

1c. Die Möglichkeiten mit 2.5 und 8.1 scheiden aus wegen ck = 2.5; es bleiben also nur die Möglichkeiten mit 2.8 und 5.1:

$$cl = 1.5, 8.2, 11.12, [4.7, 9.10] [3.6, 13.14]$$

Als Paar mit l kommt 1.5 in Betracht, und zwar nur zu l (5). Alle vier Möglichkeiten ergeben mit B einen 14-Ring.

cl = 1.5, 8.2, 11.12, [4.7, 13.14] [3.6, 9.10]

gibt mit ck = 9.10 + 3.12 + 11.6 stets einen 6-Ring.

 $cl=1.5,\ 8.2,\ 13.14,\ [4.7,\ 9.10]\ [3.6,\ 11.12]$ sowie $cl=1.5,\ 8.2,\ 13.14,\ [4.7,\ 11.12]\ [3.6,\ 9.10]$

haben in 13.14 mit B ein Paar gemeinsam. 1c. scheidet also aus.

Id und le sowie 2a scheiden von vornherein aus, weil B 4.7 hat, $B \cdot cl$ aber 10 + 4 ist.

2b. cl = 3.4, 5.8, [2.7, 9.10] [1.6, 11.12, 13.14]

scheidet aus, weil kein Paar mit l möglich ist.

cl = 3.4, 5.8, [2.7, 11.12] [1.6, 9.10, 13.14]

Hier ist 2.12 als Paar mit l (5) und l (6) möglich. Unter den 8 Möglichkeiten der zweiten eckigen Klammer erfüllt keine alle Bedingungen.

cl = 3.4, 5.8, [2.7, 13.14] [1.6, 9.10, 11.12]

scheidet aus, da als Paar mit l allein 7.14 möglich ist, was wegen ck=7.14 ausgeschlossen ist.

2c. cl = 3.8, 4.5, 11.12, [1.6, 9.10] [2.7, 13.14]

(Paar mit l (6): 5.4; 7.14 scheidet wegen ck aus) scheidet aus, da es mit B=2.5+7.4+13.14 stets einen 6-Ring bildet.

cl = 3.8, 4.5, 11.12, [1.6, 13.14] [2.7, 9.10]

(Paar mit l (6): 5.4) scheidet aus, da es mit B=13.14+1.11+6.12 ebenfalls einen 6-Ring bildet.

cl = 3.8, 4.5, 13.14, [1.6, 9.10] [2.7, 13.14]

(Paar mit l(5) und l(6): 2.12; Paar mit l(6): 5.4) und

cl = 3.8, 4.5, 13.14, [1.6, 11.12] [2.7, 9.10]

(Paar mit l(6): 5.4) scheiden aus, da sie mit B 13.14 gemeinsam haben.

Die entsprechenden Möglichkeiten mit 3.5 und 8.4 scheiden ebenfalls aus:

cl = 3.5, 8.4, 11.12, [1.6, 9.10] [2.7, 13.14]

hat als Paar mit l nur 7.14, das wegen ck = 7.14 ausscheidet.

cl = 3.5, 8.4, 11.12, [1.6, 13.14] [2.7, 9.10]

hat überhaupt kein Paar mit l.

cl=3.5,~8.4,~13.14,~[1.6,~9.10] [2.7, 11.12] und cl=3.5,~8.4,~13.14,~[1.6,~11.12] [2.7, 9.10]

haben wiederum in 13.14 ein Paar mit B.

2d. cl = 3.8, 1.6, 11.12, [4.5, 9.10] [2.7, 13.14]

11.12, [4.5, 13.14] [2.7, 9.10]

13.14, [4.5, 9.10] [2.7, 11.12]

13.14, [4.5, 11.12] [2.7, 9.10]

scheiden alle aus, da bei keinem ein Paar mit v möglich ist. Nehmen wir an Stelle von 3.8 und 4.5 3.5 und 4.8, so ergibt sich folgendes:

cl = 3.5, 1.6, 11.12, [4.8, 9.10] [2.7, 13.14]

Mit l (5) ist kein Paar möglich, mit l (6) ist es stets 1.6. Da 7.14 wegen ck ausscheidet, bleiben zwei Möglichkeiten für die eckigen Klammern:

4.10, 8.9, 2.14, 7.13

4.9, 8.10, 2.14, 7.13

keine genügt allen Bedingungen.

 $c\bar{l} = 3.5, \ 1.6, \ 11.12, \ [4.8, \ 13.14] \ [2.7, \ 9.10]$

scheidet aus, da kein Paar mit v möglich ist.

cl = 3.5, 1.6, 13.14, [4.8, 9.10] [2.7, 11.12]und

cl = 3.5, 1.6, 13.14, [4.8, 11.12] [2.7, 9.10]

scheiden wieder wegen 13.14 aus.

2e. cl = 4.5, 1.6, 11.12, [3.8, 9.10] [2.7, 13.14]

[3.8, 13.14] [2.7, 9.10]

13.14, [3.8, 9.10] [2.7, 11.12]

[3.8, 11.12] [2.7, 9.10]

scheiden alle aus, da sie mit l(5) = 1.5 + 4.6 einen 4-Ring und mit l(6) = 1.6 + 4.5 zwei Paare bilden.

Die vier entsprechenden Möglichkeiten, die sich aus dem Austausch von 4.5 + 3.8 gegen 4.8 + 3.5 ergeben, sind folgende:

$$cl = 4.8, 1.6, 11.12, [3.5, 9.10] [2.7, 13.14]$$

Nur mit l (6) ist ein Paar vorhanden, nämlich 1.6; da 7.14 ausscheidet, gibt es nur zwei Möglichkeiten:

keine genügt aber allen Bedingungen.

$$cl = 4.8, 1.6, 11.12, [3.5, 13.14] [2.7, 9.10]$$

gibt die vier Möglichkeiten:

Ein Paar ist wieder nur mit l (6) vorhanden (1.6); (1) und (2) scheiden jedoch aus, da sie mit l (6) = 8.13 \pm 4.5 einen 4-Ring bilden, (3) und (4), weil sie mit ck 8 \pm 6 ergeben.

$$cl=4.8,\ 1.6,\ 13.14,\ [3.5,\ 9.10]$$
 [2.7, 11.12] und $cl=4.8,\ 1.6,\ 13.14,\ [3.5,\ 11.12]$ [2.7, 9.10]

scheiden wieder wegen 13.14 aus.

Unter allen Möglichkeiten für cl ist also nur eine einzige, die alle Bedingungen erfüllt, nämlich

$$cl = 3.4, 1.6, 5.8, 2.14, 7.9, 13.12, 11.10$$

Gleichzeitig ließen sich damit auch die Möglichkeiten für l und v eindeutig bestimmen: l (5) scheidet aus; wir haben nur mehr

$$l = l(6) = 9.10, 7.14, 8.13, 5.4, 2.12, 3.11, 1.6$$

v (1) scheidet aus; es bleibt nur mehr

$$v = v(2) = 1.2, 4.7, 5.6, 3.9, 10.14, 8.11, 12.13$$

Als letzter soll nun noch der mk-Komplex der $Oe.\ mollissima\ (mk\cdot ml)$ bestimmt werden. Für ihn stehen jetzt 9 Bestimmungsgleichungen zur Verfügung, die allerdings wieder, wie sehon bei cl, überwiegend hohe Verkettungen aufweisen.

$$mk \cdot ha = 10 + 2 + 2$$
 $mk \cdot I = 14$
 $mk \cdot hsc = 14$
 $mk \cdot ml = 14$
 $mk \cdot ck = 14$
 $mk \cdot l = 14$
 $mk \cdot B = 14$
 $mk \cdot v = 12 + 2$
 $mk \cdot cl = 8 + 4 + 2$

Lediglich die beiden Paare bei $mk \cdot ha$ lassen einige Aussagen zu: Zunächst zeigt die Tatsache, daß $mk \cdot I$, $mk \cdot hsc$ und $mk \cdot l$ alle einen 14-Ring haben, daß mk nicht 9.10, 11.12 oder 13.14 besitzen kann. Ist so die Auswahl für die Paarchromosomen von $mk \cdot ha$ schon beschränkt auf 1.2, 3.4, 5.6 und 7.8, so folgt aus $mk \cdot v = 12 + 2$, daß mk nicht gleichzeitig 1.2 und 5.6 haben kann. Ebensowenig können gleichzeitig 1.2 und 3.4 bzw. 5.6 und 7.8 die beiden Paare sein, weil in beiden Fällen mit I und mit ml jeweils ein 4-Ring entstünde. Es bleiben also für die beiden Paare nur noch die folgenden drei Möglichkeiten:

Beginnen wir mit der ersten Möglichkeit: mk = 1.2, 7.8, so können wir folgendes sagen (Abb. 12):

Für die gegenseitige Lage der beiden anderen ha-Chromosomen 3.4 und 5.6 in dem 10-Ring von $mk \cdot ha$ gibt es, wenn wir dem Chromosom 3.4 einen festen Platz geben, vier verschiedene Möglichkeiten (Abb. 12). Gehen wir nun von $mk \cdot ha$ zu $mk \cdot I$ über, indem wir zwischen 3.4 das Paar 1.2 einschieben und zwischen 5.6 das Paar 7.8, so haben wir, je nach der Stellung von 5.6 zu 3.4 zwei Fälle zu unterscheiden. Eine Entscheidung zwischen beiden ist möglich

mit Hilfe von $mk \cdot hsc$, da sich hsc von I nur durch 3.6 + 2.7 gegenüber 2.3 + 6.7 unterscheidet. Da $mk \cdot hsc$ ebenfalls einen 14-Ring bildet, darf durch den Übergang von 2.3 + 6.7 in 3.6 + 2.7 der 14-Ring von $I \cdot mk$ nicht zerfallen, so daß dadurch jeweils eine Möglichkeit ausgeschaltet wird. Die Beziehung $mk \cdot ml = 14$ gibt nichts Neues, sie ist mit $I \cdot mk = 14$ von selbst erfüllt.

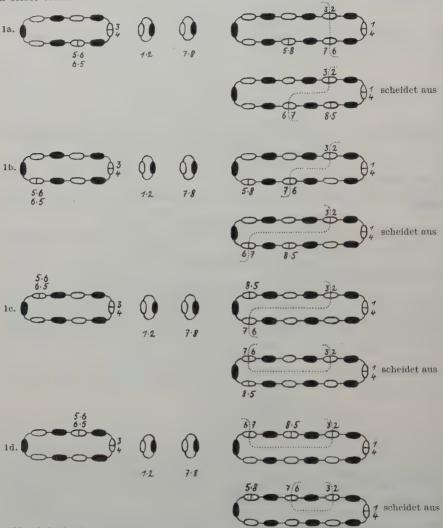


Abb. 12. Links: $ha \cdot mk$, rechts: $I \cdot mk$. Weiß die ha- bzw. I-, schwarz die mk-Chromosomen. Punktiert angedeutet der Übergang von $I \cdot mk$ zu $hsc \cdot mk$.

Die aus der wechselnden Stellung von 5.6 gegenüber 3.4 sich ergebenden Möglichkeiten sind aus Abb. 12 zu ersehen.

Es erübrigt sich, die beiden anderen Fälle, mk = 3.4, 5.6 und mk = 3.4, 7.8 ebenso im einzelnen aufzuzeichnen. Es gilt genau dasselbe, was für den ersten Fall gesagt wurde.

Ausgeschrieben ergeben sich nun daraus die folgenden Möglichkeiten für mk:

1a. 1.2, 7.8, 4.6, [3.5, 9.10, 11.12, 13.14]
1b. 1.2, 7.8, [4.6, 9.10] [3.5, 11.12, 13.14]
[4.6, 11.12] [3.5, 9.10, 13.14]
[4.6, 13.14] [3.5, 9.10, 11.12]

```
1c. 1.2, 7.8, [3.5, 9.10] [4.6, 11.12, 13.14]
               [3.5, 11.12] [4.6, 9.10, 13.14]
               [3.5, 13.14] [4.6, 9.10, 11.12]
1d. 1.2, 7.8, 3.5, [4.6, 9.10, 11.12, 13.14]
2a. 3.4, 5.6, 2.8, [1.7, 9.10, 11.12, 13.14]
2b. 3.4, 5.6, [2.8, 9.10] [1.7, 11.12, 13.14]
              [2.8, 11.12] [1.7, 9.10, 13.14]
              [2.8, 13.14] [1.7, 9.10, 11.12]
2c. 3.4, 5.6, [1.7, 9.10] [2.8, 11.12, 13.14]
              [1.7, 11.12] [2.8, 9.10, 13.14]
              [1.7, 13.14] [2.8, 9.10, 11.12]
2d. 3.4, 5.6, 1.7,
                    [2.8, 9.10, 11.12, 13.14]
3a. 3.4, 7.8, 2.6, [1.5, 9.10, 11.12, 13.14]
3b. 3.4, 7.8, [2.6, 9.10] [1.5, 11.12, 13.14]
              [2.6, 11.12] [1.5, 9.10, 13.14]
              [2.6, 13.14] [1.5, 9.10, 11.12]
    3.4, 7.8, [1.5, 9.10] [2.6, 11.12, 13.14]
              [1.5, 11.12] [2.6, 9.10, 13.14]
              [1.5, 13.14] [2.6, 9.10, 11.12]
3d. 3.4, 7.8, 1.5, [2.6, 9.10, 11.12, 13.14]
```

Die Prüfung der einzelnen Möglichkeiten mit ck, l, v, cl und B hat folgendes Ergebnis:

1a. mk = 1.2, 7.8, 4.6, [3.5, 9.10, 11.12, 13.14]

1.2 ist stets Paar mit v; zu cl haben wir als Paar 10.11 oder 12.13; letzteres scheidet jedoch aus, da auch v 12.13 besitzt. Von den 8 Möglichkeiten, die sich aus

$$mk = 1.2, 7.8, 4.6, 11.10, [3.5, 9.12, 13.14]$$

ergeben, erfüllt jedoch keine alle Bedingungen.

1b. mk = 1.2, 7.8, [4.6, 9.10] [3.5, 11.12, 13.14]

scheidet aus, da nur 12.13 als Paar von cl in Frage kommt, was wegen v unmöglich ist, das bereits in 1.2 ein Paar mit mk hat.

$$mk = 1.2, 7.8, [4.6, 11.12] [3.5, 9.10, 13.14]$$

hat überhaupt kein Paar mit cl.

mk = 1.2, 7.8, [4.6, 13.14] [3.5, 9.10, 11.12]

hat als Paar mit cl 10.11; da 3.9 wegen v ausscheidet, haben wir nur zwei Möglichkeiten: 1.2, 7.8, 4.14, 6.13, 10.11, 3.12, 5.9

4.13, 6.14

beide scheiden aus.

1e. mk = 1.2, 7.8, [3.5, 9.10] [4.6, 11.12, 13.14]

da nur 12.13 als Paar zu cl in Frage kommt, scheidet es aus.

mk = 1.2, 7.8, [3.5, 11.12] [4.6, 9.10, 13.14]

hat wiederum kein Paar mit cl.

mk = 1.2, 7.8, [3.5, 13.14] [4.6, 9.10, 11.12]

hat als Paar mit cl 10.11; 6.9 (+ 4.12) scheidet aus, weil es zusammen mit 10.11 mit ck = 9.10 + 6.11 einen 4-Ring bildet; die beiden anderen Möglichkeiten mit 6.12 + 4.9 scheiden aus, weil sie mit cl 12 + 2 ergeben.

1d. mk = 1.2, 7.8, 3.5, [4.6, 9.10, 11.12, 13.14]

Wegen 1.2 kommt als Paar mit cl wiederum nur 10.11 in Frage; von den 8 sich ergebenden Möglichkeiten der eckigen Klammer [4.6, 9.12, 13.14] erfüllt jedoch keine alle Bedingungen.

2a. mk = 3.4, 5.6, 2.8, [1.7, 9.10, 11.12, 13.14] Da 3.4 stets das Paar mit cl und 5.6 stets das Paar mit v ist, müssen wir alle 48 Möglichkeiten der eckigen Klammer durchprobieren.

mk = 3.4, 5.6, 2.8, 1.9, [7.10, 11.12, 13.14]

Da 12.13 und 10.14 wegen v und 7.14 wegen ck bzw. l ausscheiden, brauchen wir nur drei Möglichkeiten betrachten:

7.11, 10.13, 14.12 7.12, 10.13, 14.11 7.13, 10.12, 11.14 Alle ergeben mit cl 12 + 2.

mk = 3.4, 5.6, 2.8, 1.10, [7.9, 11.12, 13.14]

Zwei Möglichkeiten der eckigen Klammer geben zwar mit cl 8 + 4 + 2, nämlich:

7.12, 9.13, 14.11 7.13, 9.12, 11.14

mit v jedoch 6+6+2.

mk = 3.4, 5.6, 2.8, 1.11, [7.12, 9.10, 13.14]

Da 7.9 wegen $\operatorname{\it cl}$ ausscheidet, haben wir nur zwei Möglichkeiten zu prüfen:

7.10, 12.14, 13.9 7.13, 12.10, 9.14

Beide geben mit cl 12 + 2.

mk = 3.4, 5.6, 2.8, 1.12, [7.11, 9.10, 13.14]

Auch 10.11 ist wegen cl ausgeschlossen; die beiden verbleibenden Möglichkeiten:

7.10, 11.13, 14.9 7.10, 11.14, 13.9

geben wiederum mit cl 12 + 2.

mk = 3.4, 5.6, 2.8, 1.13, [7.14, 9.10, 11.12]

Unter den drei Möglichkeiten, die durchzuprobieren sind, nämlich:

7.10, 14.11, 12.9 7.10, 14.12, 11.9 7.11, 14.9, 10.12

ist eine dabei, die alle Bedingungen erfüllt (fett);

mk = 3.4, 5.6, 2.8, 1.14 [7.13, 9.10, 11.12]

Alle Möglichkeiten bilden mit cl = 14.2 + 5.8 + 1.6 einen 6-Ring.

2b. mk = 3.4, 5.6, [2.8, 9.10] [1.7, 11.12, 13.14]

Für alle Möglichkeiten von 2b ist 3.4 stets Paar zu cl, 5.6 stets Paar zu v.

Da 8.10 wegen B ausscheidet, haben wir für die erste eckige Klammer nur 2.10+8.9 zu berücksichtigen. Unter den 8 Möglichkeiten der zweiten eckigen Klammer ist wiederum eine.

mk = 3.4, 5.6, 2.10, 8.9, 1.12, 7.13, 14.11

die mit $\mathit{cl}, \mathit{v}, \mathit{B}$ und l die Bedingungen erfüllt, mit $\mathit{ck} = 1.4 + 3.12$ aber einen 4-Ring bildet.

mk = 3.4, 5.6, [2.8, 11.12] [1.7, 9.10, 13.14]

8.11 ist wegen v ausgeschlossen [weiter sind ausgeschlossen: 7.9 (cl), 10.14 (v), 7.14 (l, ck)]. Alle drei noch verbleibenden Möglichkeiten scheiden aus.

mk = 3.4, 5.6, [2.8, 13.14] [1.7, 9.10, 11.12]

2.14 scheidet aus wegen cl; die einzige Möglichkeit, die mit cl 8 + 4 + 2 gibt, nämlich

mk = 3.4, 5.6, 2.13, 8.14, 1.12, 7.10, 9.11

bildet mit ck = 1.4 + 3.12 einen 4-Ring, so daß auch sie ausscheidet.

2e. mk = 3.4, 5.6, [1.7, 9.10] [2.8, 11.12, 13.14]

Es sind ausgeschlossen: 7.9 (cl), 2.12 (l), 2.14 (cl), 8.11 (v), 8.13 (ck, l), 12.13 (cl, v); es bleibt also nur eine einzige Möglichkeit übrig, nämlich;

mk = 3.4, 5.6, 1.9, 7.10, 2.13, 8.12, 11.14,

diese gibt aber mit cl 12 + 2.

mk = 3.4, 5.6, [1.7, 11.12] [2.8, 9.10, 13.14]

1.12 scheidet aus, da es mit ck = 1.4 + 3.12 einen 4-Ring gibt; 1.11 scheidet aus wegen B. mk = 3.4, 5.6, [1.7, 13.14] [2.8, 9.10, 11.12]

7.14 scheidet aus wegen l und ck; die einzige Möglichkeit, die mit cl 8 + 4 + 2 ergibt,

mk = 3.4, 5.6, 1.14, 7.13, 2.11, 8.10, 9.12

gibt aber mit v 6 + 6 + 2.

2d. mk = 3.4, 5.6, 1.7, [2.8, 9.10, 11.12, 13.14]

Es sind wiederum alle 45 Möglichkeiten der eckigen Klammer durchzuprobieren. Doch können wir gleich von Anfang an eine Reihe von Möglichkeiten weglassen; es scheiden aus — wie zum Teil schon oben angegeben: 2.12 (l), 2.14 (cl), 8.10 (B), 8.11 (v), 8.13 (ck, l), 10.11 (cl), 10.14 (v), 12.13 (v, cl). Die Zahl der wirklich zu prüfenden Möglichkeiten wird dadurch bedeutend eingeschränkt.

$$mk = 3.4, 5.6, 1.7, 2.9, [8.10, 11.12, 13.14]$$

Alle drei noch vorhandenen Möglichkeiten scheiden aus, weil sie mit $v=1.2\pm3.9\pm4.7$ einen 6-Ring bilden.

$$mk = 3.4, 5.6, 1.7, 2.10, [8.9, 11.12, 13.14]$$

Nur eine der drei Möglichkeiten, die nicht von vornherein ausscheiden, bildet mit $cl\ 8+4+2$ und mit $v\ 12+2$, aber mit $B\ 8+6$.

$$mk = 3.4, 5.6, 1.7, 2.11, [8.12, 9.10, 13.14]$$

Alle Möglichkeiten bilden mit ck = 2.5 + 6.11 einen 4-Ring.

$$mk = 3.4, 5.6, 1.7, 2.13, [8.14, 9.10, 11.12]$$

Nur eine einzige Möglichkeit ist anzuschreiben; diese gibt aber mit cl 6+6+2. Alle Möglichkeiten von 2d scheiden also aus.

3a.
$$mk = 3.4, 7.8, 2.6, [1.5, 9.10, 11.12, 13.14]$$

3.4 ist stets Paar mit cl; als Paar mit v kommt nur 10.14 in Betracht, da 12.13 wegen cl ausscheidet. 1.12 scheidet aus, da in diesem Falle mit l=1.6+2.12 ein 4-Ring entstünde. Alle vier in Frage kommenden Möglichkeiten geben mit cl 12+2 bzw. 6+6+2 und scheiden daher aus.

3b.
$$mk = 3.4, 7.8, [2.6, 9.10]$$
 [1.5, 11.12, 13.14]

scheidet aus, da nur 12.13 als Paar zu v in Frage kommt, was wegen cl nicht möglich ist. $mk=3.4,\ 7.8,\ [2.6,\ 11.12]\ [1.5,\ 9.10,\ 13.14]$

Als Paar kommt nur 10.14 in Betracht; 2.12 ist ausgeschlossen wegen l. Beide noch vorhandenen Möglichkeiten scheiden aus.

 $mk=3.4,\ 7.8,\ [2.6,\ 13.14]\ [1.5,\ 9.10,\ 11.12]$ hat überhaupt kein Paar mit v.

Paar mit v. 3c.
$$mk = 3.4, 7.8, [1.5, 9.10]$$
 [2.6, 11.12, 13.14]

scheidet aus, da außer 12.13 kein Paar zu v möglich ist.

$$mk = 3.4, 7.8, [1.5, 11.12] [2.6, 9.10, 13.14]$$

Als Paar zu v ist wieder 10.14 möglich; nur eine der vier Möglichkeiten erfüllt die Bedingungen mit cl, v, B, gibt aber mit l 10 + 4.

$$mk = 3.4, 7.8, [1.5, 13.14] [2.6, 9.10, 11.12]$$

hat kein Paar mit v.

3d.
$$mk = 3.4, 7.8, 1.5, [2.6, 9.10, 11.12, 13.14]$$

Das Paar zu cl ist stets 3.4, mit v kann nur 10.14 in Betracht kommen, 12.13 scheidet wegen cl aus. Da 2.12 (l), 6.11 (ck) und 12.13 (v, cl) ausgeschlossen sind, bleiben nur die drei Möglichkeiten:

$$mk = 3.4, 7.8, 1.5, 10.14, 2.9, 6.12, 11.13$$

 $2.13, 6.12, 11.9$
 $2.11, 6.13, 9.12$

Keine genügt allen Bedingungen.

Wir haben somit eine einzige Möglichkeit von mk gefunden, die allen Bedingungen genügt: mk = 3.4, 5.6, 2.8, 1.13, 7.10, 14.12, 11.9.

Zusammenfassend hat sich also folgende Endenbezifferung unserer Komplexe ergeben:

Die Homozygoten:

 $egin{array}{lll} \emph{Oe. argentinea} & \emph{ha} = 1.2, \ 3.4, \ 5.6, \ 7.8, \ 9.10, \ 11.12, \ 13.14 \\ \emph{Oe. scabra} & \emph{hsc} = 1.4, \ 3.6, \ 5.8, \ 7.2, \ 9.10, \ 11.12, \ 13.14 \\ \end{array}$

Die Komplexheterozygoten:

Das Problem der Endenbezifferung der Oenothera-Chromosomen, ihre Durchführbarkeit, also die Existenz einer eindeutigen Lösung, sind nur ein Teil des allgemeineren Problems der Ringbildung bei Oenothera überhaupt. Darüber hinaus ist die Endenanordnung die notwendige zytologische Ergänzung zu einer rein genetischen Charakterisierung der Komplexe. Sie ist ein wichtiges Merkmal beim Vergleich zweier Komplexe und spielt damit eine wesentliche Rolle bei allen Betrachtungen über das Problem der Artbildung in der Gattung Oenothera. Die damit zusammenhängenden Fragen seien im folgenden kurz besprochen.

Die Frage nach dem Zustandekommen der für Oenothera so charakteristischen Ringbildungen in der Meiose vom rein zytologischen Standpunkt aus sowie deren Bedeutung für die Artbildung innerhalb der ganzen Gattung hat seit der Entdeckung der Gesetzmäßigkeiten der Ringbildung durch Cleland und Oehlkers eine eingehende Bearbeitung erfahren. Mit der Übertragung seiner an trisomen Datura gewonnenen Einsichten und Anwendung der Translokationshypothese auf Oenothera hatte Blakeslee das Problem im Prinzip gelöst (Blakeslee und CLELAND). Wesentlich zur Vertiefung des Zusammenhanges zwischen zytologischem und genetischem Verhalten trugen dann vor allem die Arbeiten Darling-TONS bei. Die praktische Auswertung dieser theoretischen Erkenntnisse, die Durchführung der Endenbezifferung, geschah in erster Linie durch die Arbeiten VON RENNER, CLELAND, EMERSON, STURTEVANT und besonders CATCHESIDE, wobei die Methoden teils mehr genetisch, teils überwiegend kombinatorisch waren. Die Mechanik des Translokationsgeschehens schließlich fand vor allem durch Mar-QUARDT eine eingehende Bearbeitung, so daß wir heute über den ganzen Fragenkomplex weitgehende Klarheit besitzen.

Die bei Oenothera (und einigen anderen Gattungen) während der Meiose zu beobachtenden Ringverkettungen einzelner oder aller Chromosomen beruhen darauf, daß in den Ringen Chromosomen zusammengefaßt sind, die nicht in ihrer ganzen Länge, sondern nur mehr stückweise einander homolog sind. Der mit dem Homologiewechsel verbundene Partnerwechsel in den Paarungsstadien der Meiose führt im Zusammenhang mit einer vollständigen Terminalisation der in den gepaarten Abschnitten gebildeten Chiasmen zur Anordnung der Chromosomen in einem Ring. Die nur stückweise Homologie der Ringchromosomen ihrerseits ist die Folge reziproker Translokationen. Das Zustandekommen solcher chromosomaler Umbauten ist daher die erste Frage, die zu klären ist.

Eingehende Untersuchungen zeigten, daß zwischen den spontanen und den experimentell — durch Röntgenstrahlen oder Chemikalien — induzierten Translokationen kein grundsätzlicher Unterschied besteht. Zur Analyse des ganzen Translokationsgeschehens stand aber damit ein unvergleichlich reicheres Material zur Verfügung, so daß diese Frage in allen Einzelheiten geklärt werden konnte (MARQUARDT 1941). Wir haben demnach mit zwei Quellen für einen Stückaustausch zwischen nicht-homologen Chromosomen zu rechnen: einmal Umbauten (chromosomale oder chromatidale) in den Ruhekernen an beliebigen Stellen des somatischen Gewebes; zweitens Austauschvorgänge als Folge besonderer Paarungsverhältnisse während der meiotischen Prophase. Für die Bildung von Translokationen bei den ursprünglichen Homozygoten dürfte diese zweite Möglichkeit des Umbaus in der Meiose völlig ausscheiden (MARQUARDT), erst bei ringbildenden Formen werden wir dieser Möglichkeit begegnen. Für die ersten Schritte zur

Ringbildung sind wir ausschließlich auf Umbauten in Ruhekernen, also Chromosomen bzw. Chromatidenbruch und Vereinigung der freien Bruchflächen zu neuen Chromosomen angewiesen. Wieweit so entstandene Umbauten überhaupt Aussicht haben, über die Fortpflanzungszellen weitergegeben zu werden, hat Marquard erschöpfend dargestellt. Für unsere Frage wesentlich ist, daß sich darunter zu einem gewissen Prozentsatz immer auch reziproke Translokationen finden, die in die Fortpflanzungszellen gelangen und durch diese weitergegeben werden können.

Die Bildung eines 4-Ringes aus dem Zusammentreffen einer translozierten mit einer normalen Gone ist aber die erste Voraussetzung für eine strukturelle

Heterozygotie. Damit diese aber als solche auch erhalten bleiben kann (vom rein zytologischen Standpunkt aus, ohne Rücksicht auf die für die Artbildung maßgebenden Faktoren), müssen weitere Bedingungen erfüllt sein. Als erstes muß die Anaphasebewegung stets so regelmäßig erfolgen, daß die im Ring aufeinanderfolgenden Chromosomen abwechselnd zu entgegengesetzten Polen wandern, die Chromosomen sich also in einer Zickzack-Kette anordnen, weil anderenfalls nicht-lebensfähige Gonen entstehen. Diese Bedingung ist bei *Oenothera* ausnahmslos erfüllt, so daß man wohl annehmen darf, daß es sich um eine nicht durch Selektion entstandene Anpassung, sondern eine im chromosomalen Bauplan aller Oenotheren fest verankerte Eigentümlichkeit handelt.

Eine zweite Bedingung betrifft die interstitiellen

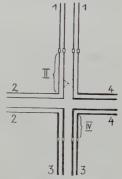


Abb. 13. Pachytänpaarung eines 4-Ringes. Punktiert angedeutet ein Chiasma. (Nach Marquardt.)

Wir verstehen darunter die interkalaren Chromosomenabschnitte zwischen dem (bei Oenorthera + median gelegenen) Centromer und der Austauschstelle (Abb. 13, II und IV). Ein Chiasma in einem interstitiellen Segment (das nicht terminalisieren kann, sondern interstitiell bleiben muß), führt nämlich nicht zu einem gewöhnlichen Chromatidenaustausch zwischen homologen Chromosomen, sondern zu einer echten Translokation (also einem Umbau während der Meiose), durch die jedoch in diesem Falle nichts Neues geschaffen wird, indem ein bisher untransloziertes Chromatid (1.2) jetzt transloziert (1.4), ein bisher transloziertes (1.4) untransloziert erscheint (1.2). Zudem kann die neue Translokation nur bei nicht-disjunktioneller Verteilung weitergegeben werden, wo sie dann aber zum selben Ergebnis führt, wie es sich sonst nur bei disjunktioneller Verteilung einstellt. Neben translozierten und normalen Chromosomensätzen entstehen schließlich in gleicher Häufigkeit nicht-lebensfähige Gonen mit Duplikationen und Stückverlusten, so daß die Fertilität um die Hälfte herabgesetzt wird. Solche Störungen, wie sie die im Gefolge eines interstitiellen Chiasmas sich einstellenden absterbenden Gonen darstellen, können nur vermieden werden, wenn Chiasmen in den interstitiellen Segmenten unterbleiben. Wir haben somit als weitere Bedingung für die Stabilität eines 4-Ringes das Vorhandensein austauschgeschützter interstitieller Segmente. Wegen des für alle Oenothera-Chromosomen charakteristischen heterochromatischen Mittelstücks, in dem praktisch keine Chiasmen gebildet werden, ist diese Bedingung immer dann erfüllt, wenn die interstitiellen Segmente ausreichend

kurz sind, der Translokationspunkt genügend weit vom Chromosomenende entfernt ist. Sind die interstitiellen Segmente zu lang und umfassen sie außer Heterochromatin auch noch euchromatische Abschnitte, so sind in diesen ihrer Länge entsprechend Chiasmen möglich, wobei in diesen Fällen die Chiasmen sogar über den Translokationspunkt hinweg terminalisieren können; dabei ergibt sich aber wiederum eine 50%ige Fertilitätsherabsetzung (Marquardt 1947).

Was die Nachkommen einer 4-Ring-bildenden Art betrifft, so haben wir in rein zytologischer Hinsicht drei verschiedene Möglichkeiten zu erwarten: einmal die ursprüngliche Homozygote mit dem unveränderten Chromosomensatz; zweitens als neues die Translokations-Homozygote und drittens wieder die Translokations-

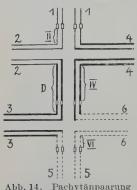


Abb. 14. Pachytänpaarung eines 6-Ringes. (Nach MARQUARDT.)

lokations-Heterozygote mit dem 4-Ring. Wieweit diese verschiedenen Möglichkeiten im Artbildungsprozeß von Bedeutung sind, wird später zu erörtern sein.

Die Weiterentwicklung von einem 4-Ring zu höheren Ringverkettungen bis schließlich zu einem 14-Ring kann auf verschiedene Weise vor sich gehen. Für die alleinige Betrachtung der rein zytologischen Verhältnisse genügt es, das Zustandekommen eines 6-Ringes zu betrachten.

Bei der Einbeziehung eines bisher unveränderten Chromosoms in den 4-Ring haben wir zu unterscheiden, ob bei dem neuen Chromosomenumbau von den Chromosomen des 4-Ringes ein untransloziertes oder ein bereits im ersten Schritt transloziertes Chromosom

beteiligt ist. Der erstere Fall soll unseren Betrachtungen zugrunde liegen (Abb. 14). Bei der einfachen Translokation, die zu einem 4-Ring führte, schloß sich jeweils bei den beiden Chromosomen, die ein interstitielles Segment gemein hatten, ein homologes Endsegment an, während die Homologie am anderen Ende nicht fortgesetzt wurde. Dieselben Verhältnisse finden wir auch bei unserem 6-Ring, nämlich die beiden Chromosomen 1-II-2 und 1-II-4 bzw. 5-VI-3 und 5-VI-6. Dazu kommt aber jetzt noch ein Chromosomenpaar, das zwar ein gemeinsames Mittelstück (D), aber keine homologen Enden mehr besitzt. Solche homologe Mittelstücke von Chromosomen, deren Endsegmente die Homologie des Mittelstückes nicht fortsetzen, nannte Darlington differentielle Segmente. Wir können auch sagen: die beiden Chromosomen 2-D-3 und 4-D-6, die keine homologen Enden besitzen, haben ein homologes Mittelstück, eben das differentielle Segment. Wie sich aus der von Darlington selbst gegebenen Definition ergibt, handelt es sich bei den Begriffen des differentiellen ebenso wie des interstitiellen Segments zunächst um rein homologiebedingte, chromosomentopographische Beziehungen zweier Chromosomen zueinander. Ein absoluter Wert kommt ihnen demnach nicht zu; denn ob ein Chromosomenabschnitt interstitielles oder differentielles Segment ist, hängt ganz ab von der jeweiligen Ringkonfiguration. Ein interstitielles Segment in einem Ring kann differentielles Segment in einem anderen Ring sein; z. B. ist das interstitielle Segment IV des 4-Ringes jetzt ein Teil des differentiellen Segmentes D des 6-Ringes.

Entscheidend ist wiederum die Frage nach der Stabilität des 6-Ringes. Bleiben die Chiasmen auf die Endabschnitte beschränkt, so ist in Verbindung mit der konstant sich einstellenden Zickzackanordnung der Metaphasechromosomen die Bildung nur lebensfähiger Gonen und unveränderte Weitergabe der Translokation durch die Fortpflanzungszellen gewährleistet. Chiasmabildung in den interstitiellen oder dem differentiellen Segment dagegen hat Unregelmäßigkeiten in der Verteilung und starke Herabsetzung der Fertilität zur Folge. Ein Chiasma in einem der interstitiellen Segmente wirkt sich ebenso wie beim 4-Ring aus. Zwar ist eine echte Translokation die Folge eines Austausches in dem interstitiellen Segment, doch entsteht dabei nichts Neues. Anders dagegen bei einem Chiasma im differentiellen Segment. Hier entsteht durch Chromatidenaustausch eine Neukombination, nämlich aus 2.3 und 4.6, 2.6 und 4.3. Wie in den interstitiellen Segmenten bleibt auch im differentiellen das Chiasma liegen, ohne terminalisieren zu können. Die Verteilungsstörungen bei einem Chiasma im differentiellen Segment führen aber dazu, daß nur ein Viertel aller möglichen Gonen lebensfähig ist; von diesen stellt weiter die Hälfte den unveränderten Normalzustand dar (1.2, 3.5, 6.4 bzw. 2.3, 5.6, 4.1), nur die andere Hälfte besitzt den neuen Chromosomensatz (1.2, 6.5, 3.4 bzw. 2.6, 5.3, 4.1). Jede dieser Gonen gibt aber, kombiniert mit einer des unveränderten Normalzustandes nicht mehr einen 6-Ring, sondern einen 4-Ring und ein Paar.

Zusammenfassend ergibt sich also für ein Chiasma im differentiellen Segment, daß bei stark herabgesetzter Fertilität neben unveränderten Gonen auch eine Neukombination möglich ist, die aber nur selten weitergegeben wird und in Verbindung mit den unveränderten Gonen eine niedrigere Verkettungsstufe zur Folge hat.

Dasselbe Resultat ergibt sich auch für den zweiten Fall, daß ein bereits transloziertes Chromosom des 4-Ringes in die Neutranslokation einbezogen wird.

Stabilität des 6-Rings und unveränderte Weitergabe der Translokation bei voller Fertilität führt also wie beim 4-Ring zu der Forderung nach austauschgeschützten interstitiellen und differentiellen Segmenten; eine Forderung, die wegen der heterochromatischen Mittelstücke der *Oenothera*-Chromosomen immer erfüllt ist, solange die Translokationspunkte genügend weit vom Chromosomenende entfernt sind.

Die Einbeziehung weiterer Chromosomen ergibt in zytologischer Hinsicht keine grundsätzlich neuen Komplikationen mehr, so daß die Frage nach dem Zustande-kommen von Translokationen und dem Verhalten von Ringverkettungen während der Meiose, insbesondere aber nach den Bedingungen für eine Konstanz der einmal erreichten Ringverbindungen, aber auch die Frage nach den möglichen Ursachen von Störungen in der Weitergabe damit erledigt sind.

Daß sich aus einer Endenbezifferung nur Aussagen über die für die Paarungsverhältnisse und damit die Endbindungen maßgebenden Endabschnitte machen lassen, nicht aber über die Mittelabschnitte der Chromosomen, die — wie wir anschließend sehen werden — den Inhalt der Komplexe bestimmen, ist selbstverständlich.

Die eben dargelegten ehromosomalen Besonderheiten von Oenothera mit den darin ruhenden Möglichkeiten bildeten nun die Voraussetzungen, auf denen die Artbildung innerhalb der Gattung Oenothera mit der schließlichen Herausbildung

eines konstanten Heterozygotiesystems in einzigartiger Weise vor sich gehen konnte.

Ausgangspunkt für unsere Betrachtungen sind wieder die Formen mit einem 4-Ring in der Meiose. Die beiderlei Fortpflanzungszellen mit den unveränderten Chromosomen (1.2, 3.4) bzw. den translozierten (1.4, 2.3) sind zwar stückweise aus gleichen Chromosomenabschnitten zusammengesetzt; doch kann bereits die Translokation als solche wegen des damit verbundenen Positionseffektes geringe, aber hinsichtlich der Anpassung an die Umwelt durchaus merkbare Verschiedenheiten der beiderlei Gonen bedingen. Mit der regelmäßigen Bildung zweier zunächst nur strukturell verschiedener Keimzellen ist dann aber auch die Möglichkeit von genisch verschiedenen Keimzellen durch Mutation in den austauschgeschützten interstitiellen Segmenten — in den translozierten wie den unveränderten Chromosomen — gegeben. Von solchen Pflanzen haben wir dann dreierlei Nachkommen zu erwarten: Die ursprünglichen Homozygoten (ursprünglich jedenfalls in struktureller Hinsicht, im Gengehalt möglicherweise schon etwas abgewandelt), die Translokationshomozygoten und die Heterozygoten mit einem 4-Ring, die jetzt nicht nur strukturelle, sondern auch genische Heterozygoten sind.

Nach den Erfahrungen gerade bei Oenothera können dabei die Heterozygoten den Homozygoten unter Umständen überlegen sein $(Oe.\ Lamarckiana\ z.\ B.$ ist an allen natürlichen Standorten $P.\ p$ und $N.\ n)$, so daß ihnen in der Individualentwicklung ihren homozygotischen Geschwistern gegenüber ein positiver Auslesewert zukommt. Trotzdem werden sie aber in jedem Falle auch die weniger gut angepaßten Homozygoten abspalten, solange keine weiteren Änderungen eintreten.

Die Einbeziehung weiterer Chromosomen in den Translokationsprozeß und damit die Schaffung 6- und mehrgliedriger Ringe ändert grundsätzlich nichts an unseren Überlegungen. Dagegen werden die Möglichkeiten der Herausbildung einer genischen Heterozygotie durch Vermehrung der austauschgeschützten Segmente erhöht, deren Bedeutung für den Artbildungsvorgang damit besonders deutlich wird. Sie sind die Träger des die beiderlei Keimzellen unterscheidenden Faktorenkomplexes; denn alle Mutationen, die in den unter Chiasmabildung sich paarenden Endsegmenten stattfinden, unterliegen dem Austausch, eine bleibende Verschiedenheit der Endsegmente ist nicht möglich. Da weiterhin bei *Oenothera* die austauschgeschützten Segmente bei den stabilen Ringformen praktisch heterochromatisch sind, dürfen wir sagen, daß die komplexunterscheidenden Faktoren in den heterochromatischen Mittelstücken liegen müssen, die von Darlington als Differentialsegmente bezeichnet wurden.

Was die Begriffe Differentialsegment, differentielle und interstitielle Segmente betrifft, so besteht hier leider eine gewisse Unklarheit, die aber im wesentlichen auf Darlington selbst zurückgeht, zum Teil daher rührt, daß später abweichende Definitionen eingeführt wurden (Straub 1941, interstitielles Segment). Der Hauptgrund für die Verwirrung besteht darin, daß die Begriffe des interstitiellen und differentiellen Segmentes für einen rein zytologischen Tatbestand definiert, vor allem der Begriff des differentiellen bzw. Differentialsegmentes aber für einen bestimmten genetischen Tatbestand gebraucht wurden.

Die Einführung zweier verschiedener Begriffe (interstitielle Segmente setzen die Homologie nach einem Ende zu fort, differentielle Segmente setzen die Homo-

logie nach keinem Ende zu fort) für bestimmte homologe Abschnitte translozierter Chromosomen und das Paarungsverhalten in Ringverbindungen ist durchaus gerechtfertigt. Es führt aber zu Verwirrung, wenn diese eindeutig definierten Begriffe, die für ringbildende, translozierte Chromosomen allgemein gelten, im Hinblick auf einen ganz ausgeprägten Sonderfall, nämlich Oenothera geprägt (und benannt) werden und ihnen damit von vornherein eine ganz bestimmte genetische Bedeutung beigegeben wird, die ihnen allgemein gar nicht zukommen kann. Denn die hinsichtlich ihrer Homologieverhältnisse und ihres Paarungsverhaltens interstitiellen bzw. differentiellen Segmente werden erst dadurch zu wirklichen "Differential"segmenten (im genischen Sinne), daß sie austauschgeschützt sind, wozu ganz bestimmte Voraussetzungen notwendig sind, die allgemein nicht erfüllt zu sein brauchen.

Vom genetischen Standpunkt aus besteht keinerlei Unklarheit, wenn man an einem Oenothera-Chromosom ein austauschgeschütztes, beiderseits des Centromers gelegenes Differentialsegment und die beiden, unter Chiasmabildung sich paarenden, einem Austausch zugänglichen Endsegmente unterscheidet. Es sei vorweggenommen, daß sich diese Unterteilung allerdings noch nicht als ausreichend erwiesen hat. Denn die Grenze zwischen Differential- und Endsegmenten scheint keine absolute, sondern die euchromatische bzw. heterochromatische Ausbildung an der Übergangsstelle variabel zu sein, so daß sich die Einführung einer "Übergangsstelle", die sich unter bestimmten Bedingungen euchromatisch und damit einem Austausch zugänglich, unter anderen Bedingungen heterochromatisch und damit austauschgeschützt verhalten kann, rechtfertigt (STRAUB 1941, allerdings nicht ganz in diesem Sinne, Renner 1942, Harte 1948).

Die Einbeziehung weiterer Chromosomen nach der Bildung des ersten 4-Ringes braucht aber nicht immer so zu erfolgen, daß dadurch stets ein Ring mit immer höherer Gliederzahl entsteht. Da kein Grund zu der Annahme besteht, daß bestimmte Translokationen bevorzugt sind (Cleland 1950), müssen wir voraussetzen, daß diese rein zufallsmäßig zwei beliebige Chromosomen erfassen kann. Durch eine zweite Translokation kann also ebensogut ein zweiter 4-Ring zustande kommen, in dem sich wieder Differentialsegmente ausbilden können. Die interchromosomale Koppelung innerhalb eines einzigen mehrgliedrigen Ringes mit der Herausbildung zweier scharf geschiedener Faktorenkomplexe, zwischen denen kein Austausch erfolgt, wird aber nur bei einem einzigen Ring möglich sein, solange bei mehreren Ringen die Mischkombinationen nicht ausgeschlossen werden können. Doch haben auch diese Translokationen, die nicht unmittelbar zu einem einzigen größeren Ringe führen, ihre Bedeutung für die schließliche Herausbildung eines 14-Ringes durch die Möglichkeit der Kreuzung, durch die zwei verschiedene Translokationen zusammengebracht werden können, die sich zufällig gerade zu einem größeren Ring ergänzen.

Neben der schrittweisen Entstehung ringbildender Formen aus ursprünglichen Homozygoten mit gleichzeitiger schrittweiser Herausbildung von Differentialsegmenten spielt gerade die Kreuzung innerhalb der Gattung Oenothera eine besonders wichtige Rolle für die Artbildung. Nicht nur die Kreuzung zwischen nahe verwandten Rassen mit nur geringen strukturellen und genischen Verschiedenheiten, sondern die Kreuzung zwischen Arten, durch die im Gegensatz zu vorhin primär eine starke genische Heterozygotie gegeben ist, die — in glücklichen

Fällen — von einer entsprechend starken strukturellen Heterozygotie begleitet sein kann. Diese strukturelle Heterozygotie — in der Ringbildung sich ausdrückend — bildet dann ihrerseits die Voraussetzung dafür, daß die gegebene genische Heterozygotie auch wirklich erhalten bleibt, soweit sie sich auf die austauschgeschützten, die Differentialsegmente bezieht.

Austausch findet nur in den sich paarenden Endsegmenten statt, wodurch, wenn auch nur in verhältnismäßig geringem Maße, die Möglichkeit für Neukombinationen gegeben ist. Doch zeigt das crossing-over bei Oenothera Besonderheiten, die auch in unserem Zusammenhang von Bedeutung sind. Die auffallendste Tatsache ist zunächst die erstaunliche Seltenheit von crossing-over auch bei Kreuzung weit auseinanderstehender Arten. Der Schluß, daß in diesen Fällen die sich (stets unter regelmäßiger Chiasmabildung) paarenden Enden nicht nur homolog sind, sondern sogar weitgehend identischen Genbestand führen, scheint unumgänglich. Nächst dieser Tatsache ist dann vor allem merkwürdig, daß die Austauschwerte für die Faktoren, die überhaupt einem crossing-over zugänglich sind, nur in den frisch hergestellten Bastarden einigermaßen höhere Werte erreichen, schon nach wenigen Generationen aber auf bedeutend niedrigere Grenzwerte absinken. Die zytologische Voraussetzung dafür kann, wie wir schon oben vorweggenommen haben, möglicherweise in der Variabilität der eu- bzw. heterochromatischen Ausbildung einer "Übergangszone" liegen. Für die Artbildung kann diese Erscheinung vielleicht dadurch von Vorteil sein, daß durch das anfänglich erhöhte crossing-over die Variabilität erhöht und damit in größerem Umfang Material für die Auslese bereitgestellt wird. Nach dem "Ausprobieren" der einzelnen Möglichkeiten wird dann durch das Absinken auf die Endwerte wieder ein stabiler Dauerzustand hergestellt (RENNER 1942). Eine Ausnahme von dem eben besprochenen Verhalten machen lediglich einige wenige Faktoren, die in allen Kreuzungen nahezu 50% iges crossing-over zeigen. Vom Standpunkt der Artbildung sind hier die Co-Faktoren (für Blütengröße) von besonderem Interesse, die nicht nur über die Blütengröße als solche, sondern gleichzeitig auch über die ganze Art der Bestäubung — Selbstbestäubung oder Fremdbestäubung — entscheiden. Der hohe Austauschwert zeigt, daß die Co-Faktoren ganz terminal liegen, also von jedem Chiasma erfaßt werden. Der ungehinderte Austausch scheint insofern von besonderem Vorteil zu sein, als er erlaubt, alle im Gefolge einer Bastardierung sich ergebenden Möglichkeiten sowohl als Fremdbefruchter wie als Selbstbefruchter auf ihre Brauchbarkeit hin durchzuprobieren. So wählte z. B. die auf eine Kreuzung zwischen der selbstbefruchtenden Oe. biennis mit einer fremdbefruchtenden Oe. Hookeri zurückgehende Oe. Lamarckiana die Fremdbefruchtung, die auf eine Kreuzung zwischen derselben selbstbefruchtenden Oe. biennis mit einer unbekannten fremdbefruchtenden Art zurückgehende Oe. suaveolens die Selbstbestäubung. Beide haben sich in ihrer Art durchgesetzt (RENNER 1942).

Die sei es durch fortgesetzte Einbeziehung neuer Chromosomen in den Translokationsprozeß erreichte allmähliche oder durch Kreuzung in rascheren Schritten erfolgte Vergrößerung der Ringe findet ihr Ende mit der Herausbildung eines 14-Ringes. Damit ist zunächst ein \pm stabiler Endzustand erreicht, der eine vollkommene strukturelle Heterozygotie verbindet mit einer je nach Entstehung \pm starken faktoriellen (Komplex-)Heterozygotie.

Einer auf dieser Basis konstituierten komplexheterozygotischen Art haften aber noch gewisse Mängel an. Zwar wird sich eine Komplexheterozygote, wenn sie sich überhaupt durchsetzen konnte, auf Grund ihrer besseren Lebenseignung wohl in ihrer Einzelentwicklung gegenüber ihren homozygotischen Geschwistern behaupten; vorzugsweise werden also die Heterozygoten überleben. Trotzdem werden diese aber fortgesetzt ihre minder tüchtigen homozygotischen Geschwister abspalten müssen. Wir finden dementsprechend diese "unrationelle" Organisation gerade bei jungen Arten, die sich erst auf dem Wege der Entwicklung befinden. Bei den fortgeschrittenen Arten ist diese Überproduktion vermieden, sie haben nur mehr heterozygotische Nachkommen.

Eine unmittelbar sich darbietende Möglichkeit für eine Eliminierung der minder tauglichen Homozygoten bietet das Auftreten von Letalfaktoren. Im Gegensatz zu den Arten mit normalem Paarungsverhalten, wo die immer wieder entstehenden letalen Mutanten rasch wieder ausgeschieden werden, hat die Ringbildung der Oenotheren zur Folge, daß solche, homozygotisch letal wirkende Faktoren. falls sie im heterozygotischen Zustand ohne Einfluß sind und sofern sie in einem austauschgeschützten Segment lokalisiert sind, fest mit einem Komplex verbunden bleiben. Eine homozygotische Realisierung dieses betreffenden Komplexes ist damit unmöglich.

Der Besitz eines Letalfaktors kann auf einen Komplex beschränkt sein. So kommen von einer Rasse von Oe. strigosa Pflanzen mit einem 12-Ring und solche mit 7 Paaren vor. Von den beiden Komplexen der ringbildenden Form ist der eine (Hookeri-ähnliche) Komplex ohne Letalfaktor, also homozygotisch realisierbar (mit 7 Paaren), der andere (strigosa-ähnliche) Komplex besitzt dagegen einen Letalfaktor und ist homozygotisch nicht lebensfähig (Cleland 1950). Im allgemeinen sind aber beide Komplexe mit Letalfaktoren versehen, die zusammen ein System balancierter Letalfaktoren bilden; sie nehmen keinen Einfluß auf die Lebensfähigkeit der Heterozygote, wohl aber betrifft die letale Wirkung die beiden Homozygoten.

Da für die Wirksamkeit und Erhaltung eines Letalfaktorensystems bei *Oenothera* lediglich die Existenz eines Ringes, nicht aber dessen Größe Voraussetzung ist, können wir bereits bei einem 4-Ring balancierte Letalfaktoren erwarten. So besitzt z. B. die neben der homozygotischen Rasse (mit 7 Paaren) vorkommende Rasse von *Oe. argillicola* mit einem 4-Ring und 5 Paaren solch ein wirksames Letalfaktorensystem (MICKAN).

Entsprechend der Tatsache, daß jeder homozygotisch letal wirkende Faktor zur Eliminierung der untüchtigen Homozygoten ausgenützt werden kann, können die Letalfaktoren auf den verschiedensten Entwicklungsstadien eingreifen. So können die Homozygoten bereits als kopfförmige Embryonen oder erst am Ende der Embryonalentwicklung absterben, ja in manchen Fällen kann die Wirkung eines Letalfaktors so abgeschwächt sein, daß die Homozygoten sogar noch zur Keimung gelangen, dann allerdings ohne Weiterentwicklung absterben (flavens-Homozygoten der ungarischen Sippe von Oe. suaveolens).

Andererseits schließt das Vorhandensein eines Letalfaktors die Entstehung weiterer nicht aus, so daß zu einem ersten noch weitere "überzählige" (und eigentlich überflüssige) Letalfaktoren treten können (z. B. R in rubens, velans oder gaudens).

Der unbestreitbare Vorteil der Homozygoteneliminierung durch Letalfaktoren wird aber erkauft durch eine Herabsetzung der Fertilität um die Hälfte. Bei der reichen Samenproduktion der komplexheterozygotischen Oenotheren kann diese Herabsetzung aber ohne Schaden in Kauf genommen werden. Eine gleichmäßige und maximal mögliche Samenproduktion ist nämlich gesichert durch den — wie wir früher sahen, leicht möglichen — Übergang von der Fremdbefruchtung der großblütigen homozygotischen Arten zur Selbstbestäubung und Kleinblütigkeit bei den Komplexheterozygoten.

Ein so wohl abgewogenes genetisches System, wie es die Komplexheterozygoten mit einem 14-Ring und balancierten Letalfaktoren darstellen, verträgt wohl den — gelegentlichen — Austausch einzelner Faktoren durch crossing-over, so grob chromosomale Umkombinationen, wie sie im Gefolge einer Kreuzung auftreten können, werden aber im allgemeinen eine bedeutende Störung der Harmonie bedeuten, zumal mit der Bastardierung vielfach Zerfall des 14-Ringes in kleinere Teilringe verbunden sein kann. Die Wahl der Kleinblütigkeit verbunden mit der Sicherheit der Selbstbestäubung gewährt demgegenüber die völlige Stabilität der bewährten Heterozygotie.

Da die Selbstbestäubung gelegentliche Kreuzung aber keineswegs völlig ausschließt, bleibt als Nebenweg immer noch die Möglichkeit offen, Neukombinationen von Fall zu Fall auf ihre Brauchbarkeit hin durchzuprobieren, die unter Umständen auf dem Umweg über an sich sogar weniger tüchtige Zwischenglieder zu einer brauchbaren, wiederum stabilen Heterozygote führen können (Renner 1946). Trotz aller Sicherungen des Erreichten ist also eine Weiterentwicklung immer noch möglich.

Sind die keimfähigen Samen der Komplexheterozygoten mit einem Letalfaktorensystem auch alle wiederum Heterozygoten, so werden die Homozygoten doch immerhin noch gebildet. Die weitere Entwicklung ging nun noch einen Schritt weiter, indem auch die Bildung der Homozygoten unterblieb. Zwei Möglichkeiten sind uns heute bekannt. Die eine ist die - vor allem bei der Sektion Eu-Oenothera verbreitete — Ausbildung der Heterogamie. Gegenüber den homogamen Arten, bei denen beide Komplexe sowohl im Pollen wie in den Eizellen aktiv sind, werden zwar auch bei den heterogamen durch die Meiose Gonen mit den beiderlei Komplexen im gleichen Verhältnis gebildet, sie werden aber nicht mehr gleichzeitig in beiden Geschlechtern aktiv. Bei den vollkommen heterogamen Arten ist der eine Komplex auf das männliche Geschlecht, der andere auf das weibliehe Geschlecht beschränkt. Im Pollen ist die Inaktivierung des einen Komplexes wohl meist durch "Androletalfaktoren" bedingt. Doch scheint in manchen Fällen auch bei Fehlen eines bestimmten Androletalfaktors eine Inaktivierung eines Komplexes im Pollen möglich zu sein; z. B. bei dem aus dem I-Komplex der Oe. odorata durch Übernahme zweier Chromosomen des l-Komplexes der Oe. Berteriana entstandenen Austauschkomplex II, wo sowohl der I- als auch der l-Komplex voll pollenaktiv sind.

Die Heterogamie im weiblichen Geschlecht kann ebenfalls auf verschiedenen Ursachen beruhen: einmal kann Gonenkonkurrenz (im weitesten Sinne) vorliegen, indem nicht die Lage der Makrospore (ob mikropylar oder chalazal), sondern die genetische Konstitution entscheidend ist. Als zweite Möglichkeit kommt eine — in ihrem Mechanismus allerdings noch gänzlich unverständliche Polarisierung

der Spindel in Betracht, durch die jeweils der weiblich aktive Komplex in die oberste Gone gelangt, die dann zum Embryosack wird. Und schließlich kann die Ausschaltung des einen Komplexes von der Embryosackbildung noch auf einer "konstitutionellen Schwäche" dieses Komplexes (hinsichtlich der Embryosackbildung, nicht aber der Pollenbildung) beruhen. Diese läßt sich jedoch nicht auf ein einzelnes Gen zurückführen, wie es ja überhaupt unmöglich ist, für die weibliche Heterogamie den Androletalfaktoren entsprechende Gynoletalfaktoren verantwortlich zu machen (Renner 1940).

Während im Pollen eine Herabsetzung der Fertilität bei der Überproduktion an Pollenkörnern kaum ins Gewicht fällt, ist umgekehrt mit der Ausbildung von Heterogamie im weiblichen Geschlecht — wenn wir absehen von den Fällen, wo die Zahl der verfallenden Tetraden entsprechend erhöht wird — sogar eine Steigerung der Fertilität verbunden, indem aus jeder befruchteten Samenanlage eine Komplexheterozygote wird.

Die Beschränkung des männlichen Komplexes auf den Pollen ist wohl nie ganz streng; \pm häufig kann er auch in den Eizellen aktiv werden. Für die dadurch möglichen Homozygoten besteht aber nach wie vor die Sicherung durch das Letalfaktorensystem. Die Bildung der Homozygoten ändert also lediglich die Fertilität.

Bei dem hohen Selektionswert der mit der Heterogamie meist verbundenen Fertilitätssteigerung ist ihre allgemeine Verbreitung bei den komplexheterozygotischen Oenotheren (zumindest aus dem Subgenus Eu-Oenothera) nicht verwunderlich.

Ein zweiter, grundsätzlich anderer Weg konnte bei einigen Arten aus der Sektion Raimannia nachgewiesen werden (Schwemmle 1949, 1951). Hier wird die Bildung der untüchtigen bzw. überhaupt nicht lebensfähigen Homozygoten vermieden durch selektive Befruchtung in Verbindung mit Pollenschlauchkonkurrenz. An die Stelle einer Beschränkung der aktiv werdenden Gonen (bei Heterogamie) ist ein Auswahlvermögen der Pollenschläuche bei der Befruchtung getreten mit dem Ergebnis, daß alle befruchtungsfähigen Samenanlagen, soweit sie tatsächlich befruchtet werden, wiederum nur heterozygote Nachkommen ergeben.

Mit der Ausschaltung der Homozygoten durch Ausbildung der Heterogamie bzw. selektiven Befruchtung dürfte gegenwärtig das Ende der Entwicklung erreicht sein.

Überblicken wir nun nochmals kurz die wesentlichen Teilschritte dieser Entwicklung, so sehen wir, daß sich ein Schritt fast zwangsläufig an den anderen anschließt. Das merkwürdigste aber ist die Tatsache, daß jeder einzelne Teilschritt für sich allein im allgemeinen für den Träger ausgesprochen schädlich ist, daß aber bei *Oenothera* aus dem sinnvollen Zusammenwirken dieser verschiedenen negativen Faktoren ein in erstaunlicher Weise ausgeglichenes, erfolgreiches genetisches System entstanden ist.

Entscheidender Ausgangspunkt sind die Translokationen. Während bei der überwiegenden Mehrzahl der Pflanzen Translokationen, die zu Ringbildung führen, wegen der damit verbundenen starken Fertilitätsherabsetzung als Folge nicht-disjunktioneller Verteilung und Verteilungsschwierigkeiten nach crossing-over in den interstitiellen und differentiellen Segmenten rasch wieder ausgeschieden

werden, sind bei Oenothera Translokationsringe vermöge der den Oenothera-Chromosomen (wohl von Anfang an) zukommenden Eigenschaft der Zickzackanordnung aufeinanderfolgender Ringchromosomen sowie vermöge des Besitzes heterochromatischer Mittelstücke und damit austauschgeschützter proximaler Segmente äußerst stabil und erhaltungsfähig. Ebenso die Letalfaktoren. Auch sie werden bei Oenothera als positives Element zur Eliminierung der minder tüchtigen Homozygoten ausgenützt. Schließlich ist auch die Kleinblütigkeit, wenn sie nicht durch gleichzeitige Vermehrung der Blütenzahl kompensiert wird, wohl als Nachteil für die Fortpflanzung zu betrachten. Bei Oenothera sichert sie aber geradezu — wegen des gleichzeitigen Übergangs zur strengen Selbstbestäubung — eine reichliche Samenproduktion unter Vermeidung der mit einer Bastardierung möglichen Instabilität des Ringsystems. Die Ausbildung der Heterogamie bzw. selektiven Befruchtung brachte dann noch eine weitere Vervollkommnung.

Auf eine für die Artbildung von Oenothera sehr typische, bisher aber noch nicht erwähnte Besonderheit muß noch hingewiesen werden. Es sind die Plastidenunterschiede. Mit der Differenzierung der Arten ist nämlich eine — phänotypisch erst nach Kreuzung erkennbare — Differenzierung der Plastiden einhergegangen, die zur Folge hat, daß die Plastiden einer bestimmten Art nicht mehr mit allen im Gefolge von Bastardierung möglichen Komplexverbindungen ergrünen und so zu nicht-lebensfähigen Bastarden führen können. Ihre Rolle im Artbildungsprozeß ist nicht ganz klar; es sei denn, man betrachtet sie neben der Selbstbefruchtung als einen weiteren Isolierungsfaktor, durch den in vielen Fällen die Entstehung von Neukombinationen erschwert, nur selten aber wohl ganz unmöglich gemacht wird.

Es erhebt sich natürlich nun die Frage, inwieweit diese in ihren Hauptzügen eben dargelegte, \pm rückwärts erschlossene Entwicklung innerhalb der Gattung Oenothera auch dem wirklichen Gang der Entwicklung entspricht und ob es eine Möglichkeit der Überprüfung gibt. Das ist nun tatsächlich der Fall. Wir brauchen nur anzunehmen, daß nahe verwandte Arten auch nahe gelegene bzw. aneinander grenzende Areale besiedeln — eine direkte Folge der Tatsache, daß die Neubesiedlung eines Gebietes durch eine gegebene Art oft erst nach einer entsprechenden Änderung des Genotyps erfolgreich durchgeführt werden kann — um zu sehen, daß wir unter Umständen aus der geographischen Verbreitung der einzelnen Arten direkt auf die Artbildung schließen können. Allerdings wird man dabei auch immer im Auge behalten müssen, wieweit durch die Verkehrsmittel des Menschen diese Entwicklung beeinflußt worden sein konnte.

Es ist das Verdienst Clelands, durch systematische Untersuchung der Arten und Rassen und ihrer geographischen Verbreitung die Artentstehung der nordamerikanischen Eu-Oenotheren weitgehend aufgeklärt zu haben. Gerade in diesem Zusammenhang wird die Notwendigkeit der Endenbezifferung besonders klar. Denn nahe verwandtschaftliche Beziehungen zwischen zwei Arten drücken sich bei Oenothera nicht nur in einer Ähnlichkeit des Geninhalts bzw. des Phänotyps aus, sondern in oft noch klarerer Weise in einer Ähnlichkeit der Endenanordnung. Erst durch Angabe des Geninhalts und die Anordnung der Enden ist ein Komplex wirklich charakterisiert. Wieweit der umgekehrte Schluß von der Endenanordnung auf die Verwandtschaft zulässig ist, hat Cleland eingehend dargelegt (Cleland 1950). Wenn insbesondere die Ergebnisse aus dem Vergleich

der Endenanordnung mit denen der geographischen Verbreitung und der phänotypischen Ähnlichkeit parallel gehen, sind Fehlschlüsse kaum möglich.

Die Ergebnisse, zu denen Cleland durch vergleichende genetische Analyse und Bestimmung der Endenanordnung kommt, sind so eindrucksvoll, daß sie wenigstens in ihren Hauptzügen kurz zusammengefaßt werden sollen.

Die Ausgangsform der nordamerikanischen Eu-Oenotheren bilden die kalifornischen *Hookeri*; diese stellen eine einheitliche Gruppe dar, die durch normales Paarungsverhalten in der Meiose (7 Paare). Großblütigkeit mit Fremdbestäubung, Fehlen von Sterilität und Letalfaktoren charakterisiert ist. Von Translokationen ist nur eine einzige bekannt; die überwiegende Mehrzahl der Bastarde hat wiederum 7 Paare. Dagegen besteht eine deutliche, mutativ bedingte Variabilität innerhalb der ganzen Population.

Die nach Osten anschließenden Arten sind zwar phänotypisch trotz aller Verschiedenheiten, die sie untereinander aufweisen, nur wenig von den *Hookeri* verschieden: sie sind ebenfalls großblütige Fremdbestäuber ohne Letalfaktoren. Translokationen sind aber bedeutend häufiger und in der Endenanordnung zeigt sich eine entsprechende Variabilität. Bei den regelmäßig stattfindenden Kreuzungen können die Bastarde alle Anordnungen zwischen einem 14-Ring und 7 Paaren aufweisen. Die beginnende Entwicklung von den *Hookeri* weg ist deutlich erkennbar.

Auf diese Übergangsgruppe folgen nun gleich die Arten mit den charakteristischen Eigenschaften der nordamerikanischen Eu-Oenotheren: 14-Ring, Letalfaktoren, Kleinblütigkeit mit Selbstbestäubung und Heterogamie, die das ganze östlich und nördlich gelegene Gebiet bis zum Antlantik besiedeln.

Die erste unmittelbar anschließende Gruppe der "strigosae" zeigt zum Teil noch weitgehende phänotypische Ähnlichkeit mit den Hookeri. Allen gemeinsam ist jetzt aber bereits der Besitz kleiner Blüten mit Selbstbestäubung, während hinsichtlich der Letalfaktoren — wie früher schon erwähnt — noch Übergangsformen vorhanden sind, indem gelegentlich nur einer der beiden Komplexe einen solchen besitzen kann. Im übrigen sind Eizellen- wie Pollenkomplexe innerhalb der ganzen Population sowohl hinsichtlich ihrer phänotypischen Auswirkung als auch in ihrer Endenanordnung untereinander jeweils weitgehend ähnlich. Beide zeigen weiterhin noch eine nahe Verwandtschaft zu den Hookeri. Doch sind die Eizellen- von den Pollenkomplexen in ihrer Endenanordnung jeweils soweit voneinander verschieden, daß sie in allen Verbindungen stets große Ringe bilden. Wie die Endenanordnung besonders deutlich zeigt, haben sich beide Komplexe offenbar unabhängig voneinander aus der ursprünglichen Hookeri entwickelt. Nach anfänglicher räumlicher Trennung griffen dann ihre Verbreitungsgebiete übereinander, wodurch mit der Gelegenheit zu Kreuzungen, die sicher wiederholt stattgefunden haben, hochverkettete Bastarde, eben die strigosae entstanden, die sich dann nach Entwicklung eines Letalfaktorensystems ihren Eltern gegenüber durchsetzen konnten.

Bei der folgenden Gruppe der (nordamerikanischen) biennes, die in drei deutliche Untergruppen zerfällt, läßt sich ebenfalls die Rolle der einzelnen Faktoren — Abänderung der Komplexe durch Translokation und Mutation auf der einen und Kreuzung auf der anderen Seite — für die Artbildung ablesen.

Während der Eizellkomplex der ersten Untergruppe in der Endenanordnung noch sehr nahe mit der ursprünglichen (Hookeri-)Anordnung übereinstimmt, genetisch aber stark davon verschieden ist und im wesentlichen den biennis-Charakter bedingt, zeigt der Pollenkomplex \pm deutliche Beziehungen zum Pollenkomplex der strigosae. Die zweite Untergruppe ist zwar phänotypisch von der ersten nicht zu unterscheiden, besitzt jedoch ein getrenntes Verbreitungsareal und zeigt nur verhältnismäßig geringe verwandtschaftliche Beziehungen zur ersten Untergruppe. Merkwürdigerweise scheinen Beziehungen zwischen dem Eizellkomplex dieser Untergruppe und dem Pollenkomplex der strigosae (und damit doch auch gewisse mit dem Pollenkomplex der ersten Untergruppe) zu bestehen, sowie zwischen dem Pollenkomplex der zweiten Untergruppe und dem Eizellkomplex der ersten Untergruppe, so daß also eine Umkehr der Geschlechtsbindung stattgefunden haben muß. Die dritte Untergruppe schließlich erweist sich sowohl durch den Aufbau ihrer Komplexe als auch mit ihrem Verbreitungsgebiet als Kreuzungsprodukt zwischen der ersten und zweiten Untergruppe. Die am weitesten ostwärts vorgedrungene parviflora-Gruppe zeigt in ihren Komplexen ± deutliche phänotypische Beziehungen zu anderen Gruppen (teils strigosa, teils biennis), doch sind die Endenanordnungen schon so stark abgewandelt, daß keine eindeutigen Beziehungen mehr erkennbar sind. Zudem weisen die parviflorae mit ihren zurückgesetzten Kelchzipfeln auf eine mögliche Beteiligung einer Raimannia hin, für die dieses Merkmal charakteristisch ist und die in demselben Gebiet vorkommen.

Der Gang der natürlichen Entwicklung ist also klar ablesbar: Nach einer allmählichen Anreicherung mit Translokationen entwickelten sich, räumlich getrennt, zwei phänotypisch noch wenig abweichende, in ihrer Endenanordnung aber in verschiedener Richtung differenzierte Populationen. Wo sie bei ihren weiteren Wanderungen wieder zusammentrafen, war die Möglichkeit der Bastardierung gegeben und so entstanden (wegen der verschiedenen Richtung, in der die Translokationen erfolgten) hoch verkettete Formen, die nach Ausbildung eines Letalfaktorensystems und Übergang zur Kleinblütigkeit und Selbstbestäubung die stabilen Komplexheterozygoten darstellten. Zeigen so die westlichen Arten an dem Übergang von den Hookeri zu den strigosae die Anfangsstadien der Entwicklung von den ursprünglichen Homozygoten zu den Komplexheterozygoten, so wird an den östlichen Arten (biennis- und parviflora-Gruppe) die ausschlaggebende Rolle der Bastardierung für die Neuentstehung von Arten besonders augenfällig.

Ganz anders liegen dagegen die Verhältnisse in Europa, wo besonders RENNER dem Artbildungsprozeß bei *Oenothera* nachspürte. Hier sind die Ausgangspunkte der Entwicklung die wenigen zufällig eingeführten Arten, die von vornherein (von *Oe. Hookeri* abgesehen) fertige Komplexheterozygoten waren. Um so einzigartiger ist hier die Gelegenheit, die Neuentstehung von Arten durch Bastardierung und den Wettbewerb der neuen mit den alten Arten zu verfolgen, wo, unterstützt durch die Mittel des modernen Verkehrs, die Artbildung auch jetzt noch in vollem Gange ist.

Die genetische und zytologische Analyse in Verbindung mit der geographischen Verbreitung hat sowohl für die europäischen wie die nordamerikanischen Eu-Oenotheren die einzelnen für die Artbildung verantwortlichen Faktoren, wie Mutation,

Translokationen, Bastardierung usw. und deren gegenseitiges Zusammenwirken in ihrer geradezu zwangsläufigen Aufeinanderfolge aufgehellt und ein außerordentlich eindrucksvolles Bild einer so ganz andersgearteten Entwicklung, wie sie eben die Oenotheren darbieten, gegeben.

In erster Linie ist es nun gerade dieses fast gesetzmäßige Ineinandergreifen der verschiedenen Faktoren, das den Gedanken nahelegt, daß auch bei den anderen Untergruppen von *Oenothera* von denselben zytologischen Grundvoraussetzungen aus, nämlich dem Vorkommen erhaltungsfähiger Translokationen ohne Herabsetzung der Fertilität, eine ähnliche Entwicklung stattgefunden haben könnte.

Für eine Beantwortung dieser Frage kommt als erstes die Untergruppe Raimannia in Betracht, von der eine Reihe von Arten eine eingehende Untersuchung erfahren hat. Wenngleich diese Untersuchungen, wie schon eingangs erwähnt, einer ganz speziellen Fragestellung dienten, so hat sich gerade aus der eingehenden Bearbeitung der verhältnismäßig wenigen, zufällig erreichbaren Arten ein besonders klares Bild der einzelnen Arten ergeben, das zu einem Vergleich mit den Eu-Oenotheren durchaus geeignet ist und weitgehende Parallelen mit diesen aufgezeigt hat. Doch zeigten sich auch einige bemerkenswerte Verschiedenheiten. Von den drei untersuchten Homozygoten (Oe. longiflora, scabra, argentinea) sind zwar die beiden ersten ausgesprochen großblütige Fremdbefruchter, Oe. argentinea (= indecora) dagegen ist außerordentlich kleinblütig mit vollkommener Selbstbefruchtung. Auch die untersuchten Komplexheterozygoten unterscheiden sich von den komplexheterozygotischen Eu-Oenotheren. Während dort Heterogamie vorherrscht, sind sowohl Oe. Berteriana und odorata, als auch die Gruppe der Oe. stricta (einschließlich der als Oe. Sellowii und brachycephala bezeichneten Arten) rein isogam, Oe. mollissima mit der nur wenig verschiedenen Oe. oakesiana und Oe. campulocalyx sind nur im männlichen Geschlecht heterogam. Die Verhältnisse bei den Letalfaktoren sind ebenfalls verschieden; Oe. Berteriana z. B. besitzt ein System balancierter Letalfaktoren, die beiden Komplexe der Oe. odorata dagegen sind (aus geeigneten Kreuzungen) homozygotisch realisierbar (allerdings mit herabgesetzter Vitalität). Damit aufs engste verbunden zeigt sich noch eine weitere Besonderheit, die oben schon erwähnt wurde: trotz Isogamie werden bei Oe, Berteriana und odorata bei der Befruchtung nur die Heterozygoten gebildet; die Eliminierung bzw. überhaupt die Nichtbildung der Homozygoten ist eine Folge von selektiver Befruchtung kombiniert mit Pollenschlauchkonkurrenz.

Zur Feststellung verwandtschaftlicher Beziehungen unter den einzelnen Arten ist dieses Material natürlich völlig unzureichend. Trotzdem erlaubt es aber gewisse Rückschlüsse auf die mögliche Entstehung einzelner Arten. So sind die beiden Komplexe der Oe. mollisima und der wohl als Rasse dazugehörigen Oe. oakesiana sowie die phänotypisch ganz abweichende Oe. campylocalyx in ihrem Geninhalt nur ganz geringfügig voneinander verschieden. In der Endenanordnung differieren die beiden Komplexe jeweils aber soweit, daß sie zusammen einen 14-Ring bilden. Es liegt nahe, sie in Parallele zur strigosa-Gruppe der Eu-Oenotheren zu setzen und wie dort eine Entstehung aus der Bastardierung zweier Rassen anzunehmen, die sich von derselben Stammart aus unabhängig voneinander durch Mutation und verschieden gerichtete Translokationen herausdifferenziert haben, die aber beide in ihrem Gesamtcharakter noch weitgehend dieser Stammart gleichen. Als Beispiel für das andere Extrem können wir Oe. Berteriana

nehmen, deren beide Komplexe so außerordentlich stark voneinander verschieden sind, daß ihre Entstehung nur durch Bastardierung zweier ganz verschiedener Arten denkbar ist. Besonders aufschlußreich für die Bedeutung der Bastardierung im Artbildungsprozeß bei Oenothera ist weiterhin die stricta-Gruppe (Oe. stricta, Sellowii und brachycephala). Diese drei Arten sind einander nicht nur phänotypisch sehr ähnlich, sondern zeigen noch mehr in der Zusammensetzung und dem Inhalt ihrer Komplexe die engen Beziehungen, die zwischen ihnen bestehen. Besonders interessant wird dieser Fall aber dadurch, daß der eine der beiden Komplexe sehr nahe mit einem Komplex der Oe. Berteriana, und zwar dem l-Komplex verwandt ist, während der zweite mit einem Komplex der Oe. odorata. dem v-Komplex in allen drei Fällen fast identisch ist, und zwar nicht nur in seinem Geninhalt, sondern, wie es scheint, auch in der Endenanordnung, während die verschiedenen "l"-Komplexe in ihrer Anordnung verschieden sind. Der Gedanke, daß die verschiedenen Rassen der Oe. stricta durch Bastardierung von entsprechenden Rassen der Oe. Berteriana (die sich experimentell durch Kreuzung der ursprünglichen Oe. Berteriana mit den drei Rassen der Oe. stricta leicht herstellen lassen und phänotypisch nur wenig von dieser abweichen) und Oe. odorata entstanden sind, drängt sich geradezu auf. Seine Richtigkeit könnte natürlich nur an Hand der geographischen Verbreitung der einzelnen Arten bzw. Rassen nachgeprüft werden. Dieses Studium möglichst vieler Arten und Rassen, deren genaue geographische Verbreitung bekannt ist, ist schließlich überhaupt die einzige Möglichkeit, in diese Fragen der natürlichen Artbildung und die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den einzelnen Arten Einblick zu bekommen.

Diese Aufgabe wurde vor einigen Jahren von Hecht begonnen, der in einer ersten Arbeit einen allgemeinen Überblick über die zytogenetischen Verhältnisse der von ihm untersuchten Arten berichtet. Von den von Munz zu Raimannia gestellten 19 Arten standen ihm 14 Arten mit insgesamt 53 Rassen mit jeweils bekannter Herkunft zur Verfügung. Es ist selbstverständlich, daß ein solch riesiges Material einer eingehenden Bearbeitung bedarf, und so beschränkte sich Hecht zunächst auch im wesentlichen darauf, die Konfigurationen der einzelnen Rassen und einiger Bastarde zu untersuchen.

Gegenüber den nordamerikanischen Eu-Oenotheren, wo eine systematische Abgrenzung der einzelnen Arten große Schwierigkeiten bereitet, scheinen bei den Raimannien die Grenzen zwischen den Arten klarer zu sein. Bemerkenswert ist zunächst die starke Rassenbildung mancher Arten, durch die in manchen Fällen, so etwa bei Oe. affinis und Oe. mollissima die Grenzen zwischen zwei Arten doch weitgehend verwischt werden können. Noch stärker als im Phänotyp drückt sich die Variabilität mancher Arten in der Konfiguration der einzelnen Rassen aus. So haben wir unter den 12 Rassen von Oe. affinis 5 mit einem 14-Ring, 4 mit 7 Paaren, 1 mit einem 6-Ring und 4 Paaren, 1 mit einem 10-Ring und zwei Paaren und 1 mit einem 4-Ring und 5 Paaren, wobei die beiden letzteren auch Pflanzen mit 7 Paaren abspalteten. Drei zytologisch untersuchte Rassen von Oe. odorata hatten 7 Paare bzw. einen 14-Ring bzw. 6 + 4 + 2.2. Andererseits hatten alle 8 Rassen von Oe. mollissima einen 14-Ring. Wenn wir die Konfigurationen aller 53 Rassen zusammenfassen, haben 35 einen 14-Ring, 9 7 Paare, 6 haben zwischen diesen beiden Extremen liegende kleinere Ringe, ohne 7 Paare abzuspalten, wäh-

rend 5 Rassen mit Ringbildung verschiedener Größe jeweils auch Pflanzen mit 7 Paaren abspalteten.

Auf Grund der Ergebnisse einiger Kreuzungen zwischen verschiedenen Arten stellt Hecht nach der Mindestzahl der Austausche, durch die sich je zwei Komplexe unterscheiden, gewisse verwandtschaftliche Beziehungen zwischen einzelnen Arten auf.

Wieweit diese aber wirklich begründet sind, scheint bei der zu ihrer Feststellung angewandten Methode — Mindestzahl der zwischen zwei Komplexen stattgefundenen Translokationen als direktes Maß der Verwandtschaft — mehr als fraglich. Es dürfte daher angebracht sein, auch auf die Grenzen dieser Methode hinzuweisen.

Der Vergleich der Phänotypen zweier komplexheterozygotischer Oenotheren wird im allgemeinen wenig über ihre verwandtschaftlichen Beziehungen aussagen können. Es sei nur erinnert an die biennis-Gruppe der nordamerikanischen Eu-Oenotheren, wo trotz phänotypischer Gleichheit deutliche phylogenetische Unterschiede bestehen, ganz abgesehen von den Fällen, wo Bastardierung weit verschiedener Arten vorliegt und aus den Phänotypen überhaupt keine Aussagen gemacht werden können. Dies ist erst möglich aus dem Vergleich der die Arten zusammensetzenden Komplexe. Diese müssen also in ihrem gesamten Geninhalt völlig bekannt sein. Die genetische Analyse bildet daher in jedem Falle die Grundlage, von der aus phylogenetische Beziehungen zwischen den Arten überhaupt erst untersucht werden können. Vervollständigt wird die Charakterisierung eines Komplexes schließlich durch die Bezifferung seiner Enden. Da nun die Differenzierung des Geninhaltes durch Mutation und Abänderung der Endenanordnung durch Translokation die Faktoren sind, die für die Abwandlung der Komplexe in kleinen Schritten verantwortlich sind, kann umgekehrt aus einer Ähnlichkeit des Geninhaltes und der Endenanordnung auf direkte verwandtschaftliche Beziehungen geschlossen werden, wie ja von Cleland ausführlich dargelegt worden ist. Der Vergleich der Endenanordnungen hat dabei gegenüber dem Vergleich des Geninhalts vor allem den Vorteil, daß er gegenüber den nur + qualitativ faßbaren Genunterschieden eine zahlenmäßige, objektive Erfassung gestattet.

Aus diesen Voraussetzungen ergibt sich aber von selbst, daß eine Anwendung der Endenanordnung zur Erfassung verwandtschaftlicher Beziehungen nur dann sinnvoll ist, wenn der Vergleich zwischen zwei sehr nahe verwandten Arten stattfindet, bzw. zwischen zwei Komplexen, die in engen Beziehungen zueinander stehen, wo eben nur diese beiden Faktoren der Mutation und Translokation für eine Abänderung wirksam waren. Die Tatsache allein, daß zwei beliebige Komplexe gleiche Endenanordnung zeigen oder etwa nur durch eine Translokation sich unterscheiden, braucht gar nichts über eine verwandtschaftliche Beziehung zwischen beiden zu besagen. Die erste Voraussetzung für eine Anwendbarkeit der Endenanordnung überhaupt muß die Tatsache bilden, daß von vornherein auf Grund des gesamten Geninhalts eine Verwandtschaft erkannt ist; erst auf dieser Grundlage kann der Vergleich der Endenanordnung überhaupt durchgeführt werden. Ob er dann aber auch zu brauchbaren Ergebnissen führt, hängt davon ab, ob zwischen den beiden zu vergleichenden Komplexen nicht bereits zu viele Teilschritte stattgefunden haben. Oder kurz gesagt: Eine Ähnlichkeit in der

Endenanordnung ist kein Beweis für eine direkte Verwandtschaft, sondern bei — genetisch — nachgewiesener Verwandtschaft lediglich ein gewisses Maß für diese Verwandtschaft. Sie hat jedoch darüber hinaus noch insofern eine besondere Bedeutung, als sie zu der bloßen Feststellung einer Verwandtschaft bei hinreichend kleinen Zwischenschritten auch Rückschlüsse auf die Reihenfolge der einzelnen Teilschritte zulassen kann.

Die Erfolge Clelands können leicht zu einer völlig falschen Einschätzung der Bedeutung der Translokationen für das Artgeschehen bzw. als Hilfsmittel für phylogenetische Untersuchungen führen, wenn übersehen wird, daß den Clelandschen Untersuchungen eine eingehende genetische Analyse vorausgegangen ist.

Zusammentassung.

- 1. Die Endenbezifferung von 10 Komplexen von 6 Oenotheren des Subgenus Raimannia (4 Komplexheterozygoten, 2 Homozygoten) konnte eindeutig festgelegt werden.
- 2. Die aus genetischen und zytologischen Untersuchungen an Eu-Oenotheren erschlossenen, für die Entwicklung und Artbildung von Oenothera entscheidenden Faktoren und ihr Zusammenwirken werden dargestellt.
- 3. Die Möglichkeiten der Artbildung innerhalb des Subgenus *Raimannia*, wo weitgehend gleichartige genetische und zytologische Verhältnisse vorliegen, wie bei dem Subgenus *Eu-Oenothera*, werden an Hand des bis jetzt vorliegenden Materials besprochen.

Literatur.

BAERECKE, M-L.: Zur Genetik und Zytologie von Oenothera ammophila Focke, Bauri Boedijn, Beckeri Renner, parviflora L., rubricaulis Klebahn, silesiaca Renner. Flora (Jona) 38, 57 (1944). — Belling, J.: The attachment of chromosomes at the reduction division in flowering plants. J. Genet. 18, 177 (1927). — CATCHESIDE, D. G.: Structural analysis of Oenothera complexes. Proc. Roy. Soc. Lond., Ser. B 128, 509 (1940). - CLELAND, R. E.: Further data bearing upon circle-formation in Oenothera, its cause and its genetical effect. Genetics 17, 572 (1932). - Cyto-taxonomic studies on certain Oenotheras from California. Proc. Amer. Philos. Soc. 75, 339 (1935). — Species relationships in Onagra. Proc. Amer. Philos. Soc. 77, 477 (1937). — Analysis of wild American races of Ocnothera (Onagra). Genetics 25, 636 (1940). — The origin of hdecipiens from the complexes of Oenothera Lamarckiana and its bearing upon the phylogenetic significance of similarities in segmental arrangement. Genetics 27, 55 (1942). — The problem of species in Oenothera. Amer. Naturalist 78, 5 (1944). — Studies in Oenothera cytogenetics and phylogeny. Ind. Univ. Publ. Sci. Series 16 (1950). — CLELAND, R. E., and A. F. BLAKESLEE: Circle formation in Datura and Oenothera. Interaction between complexes as evidence for segmental interchange in Oenothera. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 16, 183 (1930). — Segmental interchange, the basis of chromosome attachments in Oenothera. Cytologia 2, 175 (1931). — Cleland, R. E., and F. Окиlkers: Erblichkeit und Zytologie verschiedener Oenotheren und ihrer Kreuzungen. Jb. Bot. 73, 1 (1930). — DAR-LINGTON, C. D.: Ring-formation in Oenothera and other genera. J. Genet. 20, 345 (1929). The cytological theory of inheritance in Oenothera. J. Genet. 24, 405 (1931). — The behaviour of interchange heterozygotes in Oenothera. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 19, 101 (1933). -The limitation of crossing-over in Oenothera. J. Genet. 32, 343 (1936). — Recent advances in cytology, 2. Aufl. London 1937. - EMERSON, St., and A. H. STURTEVANT: Genetic and cytological studies on Oenothera III. The translocation interpretation. Z. Vererbungslehre 59, 395 (1931). — The linkage relation of certain genes in Oenothera. Genetics 17, 393 (1932). — Håkanson, A.: Die Reduktionsteilung in den Samenanlagen einiger Oenotheren. Hereditas (Lund) 11, 129 (1928). — HARTE, C.: Zytologisch-genetische Untersuchungen an spaltenden

Oenotheren-Bastarden. Z. Vererbungslehre 82, 495 (1948). - HAUSTEIN, E.: Die Chromosomenanordnung bei einigen Bastarden der Oenothera argentinea. Z. Vererbungslehre 76, 411 (1939). — Die Analyse der Oenothera brachycephala. Z. Vererbungslehre 76, 487 (1939). — HECHT. A.: Cytogenetic studies of Oenothera, subgenus Raimannia. Ind. Univ. Publ. Sci. Series 16, 255 (1950). — Hiorth, G.: Zur Kenntnis der Homozygoten-Eliminierung und der Pollenschlauchkonkurrenz bei Oenothera Z. Vererbungslehre 43, 17 (1926). — MARQUARDT, H.: Über Bau, Häufigkeit und Auswirkungen der spontanen Translokationen. Flora (Jena) 35. 239 (1941). — Das Verhalten röntgeninduzierter Viererringe mit großen interstitiellen Segmenten bei Oenothera Hookeri. Z. Vererbungslehre 82, 415 (1948). - MICKAN, M.: Zur Kenntnis der Oenothera argillicola. Flora (Jena) 30, 1 (1935). — Munz, Ph. A.: Studies in Onagraceae. IX. The subgenus Raimannia. Amer. J. Bot. 22, 645 (1935). — The Oenothera Hookeri group. El Aliso 2, 1 (1949). — Oehlkers, F.: Vererbungsversuche an Oenotheren I. Oenothera Cockerelli Bartlett und ihre Kreuzungen. Z. Vererbungslehre 26, 1 (1921). -- Erblichkeit und Zytologie einiger Kreuzungen mit Oenothera strigosa (Vererbungsversuche an Oenotheren IV). Jb. Bot. 65, 401 (1926). - RENNER, O.: Heterogamie im weiblichen Geschlecht und Embryosackentwicklung bei den Oenotheren. Z. Bot. 13, 609 (1921). — Zur Kenntnis der Letalfaktoren und des Koppelungswechsels der Oenotheren. Flora (Jena) 27, 215 (1933). — Wilde Oenotheren in Norddeutschland. Flora (Jena) 31, 182 (1937). — Kurze Mitteilungen über Oenotheren. II. Zu den Chromosomenformeln der Komplexe albicans, curvans, flectens, gaudens, rigens. Flora (Jena) 32, 319 (1938). — Alte und neue Oenotheren in Norddeutschland. Feddes Repertorium. Beih. C, 94 (1938). — Kurze Mitteilung über Oenotheren. IV. Über die Beziehungen zwischen Heterogamie und Embryosackentwicklung und über diplarrhene Verbindungen. Flora (Jena) 34, 145 (1940). — Über das crossing-over bei Oenothera. Flora (Jena) 36, 117 (1942). — Europäische Wildarten von Oenothera. Ber. dtsch. bot. Ges. 60, 448 (1942). — Artbildung in der Gattung Oenothera. Naturwiss. 33, 211 (1946). - Europäische Wildarten von Oenothera. II. Ber. dtsch. bot. Ges. 63, 129 (1951). - RUDLOFF, C. F.: Die Polarisation in der Reduktionsteilung heterogamer Oenotheren. Z. Vererbungslehre 58, 422 (1931). — Schwemmle, J.: Genetische Untersuchungen an Eu-Oenotheren. Ber. dtsch. bot. Ges. 46, 552 (1928). — Genetische und zytologische Untersuchungen an Eu-Oenotheren I. Jb. Bot. 67, 849 (1928). — Die Beziehungen zwischen Zytologie und Genetik in der Oenotherenforschung. Z. Vererbungslehre 61, 36 (1932). — Gibt es eine selektive Befruchtung? Biol. Zbl. 68, 195 (1949). — Gibt es eine selektive Befruchtung? II. Biol. Zbl. 70, 193 (1951). — Schwemmle, J. u. Mitarb.: Genetische und zytologische Untersuchungen an Eu-Oenotheren. Teil I-VI. Z. Vererbungslehre 75, 358 (1938). — Schwemmle, J., u. M. Zintl: Genetische und zytologische Untersuchungen an Eu-Oenotheren: Die Analyse der Oenothera argentinea. Z. Vererbungslehre 76, 353 (1939). — STRAUB, J.: Untersuchungen über die zytologische Grundlage der Komplexheterozygotie. Chromosoma (Heidelberg) 2, 64 (1941).

Dr. E. HAUSTEIN, Botanisches Institut Erlangen.

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich.

DIE EMBRYOLOGIE VON RUBUS IDAEUS UND VON BASTARDEN ZWISCHEN RUBUS CAESIUS UND RUBUS IDAEUS*.

Von

HANS RUDOLF CHRISTEN.

Mit 5 Textabbildungen.

(Eingegangen am 30. April 1952.)

	Inhalt.		Seite	е
i.	Herkunft und Morphologie der Versuchspflanzen		. 45	4
2.	Die somatischen Chromosomenzahlen		. 45	5
3.	Die Embryosackentwicklung von Rubus idaeus		. 45	6
Į.	Die Archespor- und Embryosackentwicklung der Bastarde		. 45	7
	Besprechung der Ergebnisse			
	usammenfassung			
	iteraturverzeichnis			

Bastarde zwischen R. caesius und R. idaeus wurden schon von Rozanova (1934) erhalten und auf ihre Fortpflanzungsweise geprüft. Embryologische Untersuchungen, die im Hinblick auf die Resultate von Rutishauser an Potentilla (vgl. seine zusammenfassende Arbeit 1948) und auch wegen der besonderen Verhältnisse bei Rubus von Interesse wären, fehlen aber. Obschon es sich bei den von uns untersuchten Bastardpflanzen nicht um experimentell erzeugte, sondern um spontan aufgetretene Bastarde handelt, wurden sie deshalb doch in die embryologischen Untersuchungen einbezogen. Um die Embryologie der Bastardpflanzen mit beiden Elternpflanzen vergleichen zu können, mußte zuerst auch R. idaeus noch untersucht werden. Bezüglich der verwendeten Terminologie sowie der Methodik sei auf die frühere Arbeit (Christen 1950) verwiesen.

1. Herkunft und Morphologie der Versuchspflanzen.

Von R. idaeus wurde je eine Pflanze folgender Kultursorten untersucht: "Winklers Sämling", "Cortes Mullen Wonder", "Lloyd George" und "Deutschland", alle kultiviert in der Eidg. Versuchsanstalt Wädenswil. Auch Blütenknospen einiger wild wachsender Pflanzen wurden geschnitten. Unterschiede in der Embryologie der verschiedenen Pflanzen konnten aber nicht festgestellt werden.

Die drei untersuchten Bastardpflanzen R. caesius $\times R.$ idaeus stammen aus der Gegend von Samstagern (Kt. Zürich). Die beiden Pflanzen CJ 6 und CJ 7 wachsen zwischen den Elternpflanzen in einem Gebüsch zwischen Samstagern und Schindellegi, während die Pflanze CJ 1 ihren Standort in der Nähe des Dorfes

^{*} Herr Prof. Dr. A. Frey-Wyssling, Vorstand des Pflanzenphysiologischen Instituts der E.T.H., hat diese Arbeit durch manche Anregung gefördert und durch die Überlassung der Hilfsmittel des Instituts ermöglicht. Ich bin Herrn Prof. Frey-Wyssling dafür sehr zu Dank verpflichtet.

Samstagern hat. Hier kommen neben der typischen Bastardpflanze mit unterseits \pm weißfilzigen Blättern verschiedene Übergänge zu R. caesius (schwach bis nicht weißfilzige Blätter) vor. Die Pflanzen CJ 1 und CJ 6 wurden von E. Oberholzer als Bastarde erkannt und durch ihn wurde ich auf sie aufmerksam gemacht. Dafür möchte ich Herrn Oberholzer auch an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank aussprechen.

Die beiden Pflanzen CJ 6 und CJ 7. von denen die meisten Blütenknospen untersucht wurden, unterscheiden sich in ihrer Morphologie und auch embryologisch kaum voneinander. Da sie im selben Gebüsch nebeneinander wachsen, ist nicht ausgeschlossen, daß die eine Pflanze auf vegetativem Wege aus der

anderen entstanden ist. Im Habitus stehen beide etwa zwischen den Elternpflanzen. Die Schößlinge sind teilweise hingestreckt kriechend, teilweise wachsen sie aber auch aufrecht oder bogig-aufrecht. In ihren hinteren Teilen sind sie mit zahlreichen harten, schwarzroten Stachelchen besetzt. Die Stengelspitzen sind manchmal fast unbewehrt und im Gegensatz zu den älteren Schößlingen nicht blau bereift. Die Form der Blätter ein und derselben Pflanze ist verschieden: Neben typisch gefiederten Blättern kommen auch Blätter mit einer Andeutung einer Fiede-

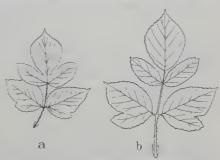


Abb. 1a u. b.. Blätter des Bastardes CJ 6. a Blatt von jüngerem Schößling, vorderes Teilblättehen tief eingeschnitten; b Blatt von älterem Schößling, vollkommene Fiederung.

rung vor (vorderes Teilblättchen des dreizähligen Blattes seitlich stark eingeschnitten; vgl. Abb. 1a), sowie fast reine caesius-Blätter. Die Blattunterseite ist fast durchwegs rein grün und zeigt bloß eine schwache Andeutung einer Behaarung. Die Blüten beider Pflanzen stehen wie bei R. idaeus oft in dichten, traubig-rispigen Blütenständen. Die Knospenform ist die gleiche wie bei R. caesius, doch sind die meisten Knospen im Querschnitt fünfkantig (Merkmal von R. idaeus). Bei beiden Pflanzen ist der Fruchtansatz fast Null. Beinahe alle verblühten Blüten enthalten nur unveränderte, zum Teil etwas eingetrocknete Fruchtknoten. Bei CJ 7 wurden insgesamt zwei reife Teilfrüchtchen gefunden. Die Farbe war eine deutliche Mischfarbe zwischen den Farben der Früchtchen der Elternpflanzen. Eine Bereifung der Früchtchen fehlte. In der Form glichen sie eher den Früchten von R. caesius, im Geschmack aber entsprachen sie vollkommen den Himbeeren.

Die Pflanze CJ 1 wurde sowohl embryologisch wie morphologisch weniger eingehend untersucht. Im Habitus gleicht sie sehr stark $R.\ caesius$. Ihre Schößlinge wachsen stark hingestreckt und besitzen dieselben dreiteiligen Blätter wie $R.\ caesius$. Typisch gefiederte Blätter wurden nicht beobachtet. Die Blattunterseite ist jedoch in der Regel weißfilzig. In ihrer Morphologie weicht diese Pflanze also erheblich von den anderen Bastardpflanzen ab.

2. Die somatischen Chromosomenzahlen.

Die Chromosomenzahlen aller untersuchten Pflanzen wurden bestimmt. Bei $R.\ idaeus$ dienten Diakinesen der EMZ und Mitosen im Nuzellus als Material. Für die Bastarde wurden Wurzelspitzen junger Schößlinge verwendet. Leider

Abb. 2 a-c.

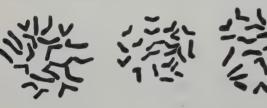
war in diesen Fällen die Färbung mit Eisenhämatoxylin nicht sehr gut ausgefallen, so daß die Chromosomenform nicht näher untersucht werden konnte und somit keine Homologien innerhalb der Chromosomensätze festgestellt werden konnten. Wenn möglich, sollen diese Verhältnisse in einer späteren Arbeit zusammenfassend dargestellt werden.

Alle Pflanzen von R. idaeus erwiesen sich als diploid. Die Bastardpflanzen zeigten die erwartete Zahl von 2n=21 Chromosomen. Sie müssen demnach alle durch Verschmelzung eines reduzierten idaeus-Gameten mit einem ebenfalls reduzierten caesius-Gameten entstanden sein. Welcher der beiden Eltern als Pollenspender und welcher als Samenpflanze gedient hat, kann nicht gesagt werden, da bei R. caesius nicht nur die Pollenkörner reduziert werden, sondern auch

"haploide" Embryosäcke (ES) vorkommen. Inter-

Tabelle 1. Chromosomenzahlen der Versuchspflanzen.

2n



(Metaphaseplatten aus Wurzelspitzen), a CJ 6; b CJ 7; c CJ 1.

Alle 2n = 21 Chomosomen. Etwa 2500mal vergrößert.

b C R. idaeus div. Sorten.
R. caesius × idaeus CJ
R. caesius × idaeus CJ
R. caesius × idaeus CJ

essanterweise besitzt auch die morphologisch stark abweichende Pflanze CJ 1 dieselbe triploide Chromosomenzahl; ihre Bastardnatur ist somit zytologisch erwiesen.

3. Die Embryosackentwicklung von Rubus idaeus.

Die Entwicklung des Archespors erfolgt oft auffallend rasch. Schon in sehr kleinen Knospen sind häufig bereits fertig ausgebildete Archespore enthalten.

Das sekundäre Archespor entsteht durch Abgabe der Deckzellen aus einer Reihe von subepidermal gelegenen Zellen, die von den seitlichen, somatischen Zellen nicht immer abzugrenzen sind. Es besteht aus mehreren langen sekundären Archesporzellen (II. AZ), welche im Prinzip alle zu EMZ werden können (Abb. 3a). Das Plasma der EMZ ist öfters heller und von feinen Vakuolen durchsetzt; manchmal unterscheidet es sich aber nicht vom dunkleren Plasma der umliegenden somatischen Zellen. Hie und da teilen sich die seitlichen II. AZ in zwei Tochterzellen, welche, allerdings seltener, auch in Meiose treten können (Abb. 3b). Selten wurden auch Deckzellen in Meiose gesehen.

Die meiotischen Teilungen laufen regelmäßig ab. In der Diakinese wurden 7 Bivalente beobachtet (Abb. 3c). Allerdings ist zwischen den beiden Chromosomen eines Paares die Bindung offenbar schwächer, und es kann unter Umständen eine Konjugation überhaupt ausbleiben (Abb. 3d: Diakinese mit 6^{II} und 2^I). Tetraden entstehen besonders aus mittleren langen EMZ häufig (Abb. 3e). Während die oberen 3 Makrosporen degenerieren, entwickelt sich aus der untersten die Embryosackzelle (EZ) (Abb. 3f). Mehrere Tetraden können nebeneinander vorkommen, doch entsteht in der Regel nur ein funktionsfähiger Embroysack. Anzeichen für die Bildung unreduzierter EZ wurden nicht beobachtet.

R. idaeus verhält sich nach unseren Untersuchungen rein sexuell. Die Archespor- und Embryosackentwicklung zeigt keinerlei Abnormitäten und unterscheidet sich kaum vom bereits untersuchten, ebenfalls sexuellen R. tomentosus.

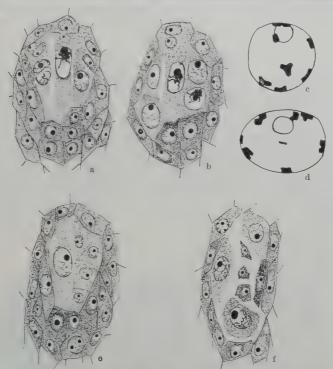


Abb. 3 a—f. R. idaeus: Archesporund Meiose. a. b sekundäre Archespore; c Diakinese mit 7 Bivalenten; d Diakinese mit 6 Bivalenten und 2 Univalenten; e T-Tetrade; f haploide Embryosackzelle; a, b, e, f 750mal vergrößert; c, d etwa 2000mal vergrößert.

4. Die Archespor- und Embryosackentwicklung der Bastarde.

Die frühe Entwicklung des sekundären Archespors verläuft bei allen Bastardpflanzen gleich wie bei den bisher untersuchten Rubus-Arten. Eine zentrale II. AZ wird gewöhnlich zuerst zur EMZ. Seitliche AZ vermögen sich später mitotisch zu teilen, wobei wie bei R. caesius die Tochterzellen auch zu EMZ werden können. Vor allem bei CJ 6 und CJ 7 bleiben aber die der zentralen EMZ benachbarten II. AZ als solche oft erhalten. Durch ihre Größe und Form und mehr noch durch die Tatsache, daß sie auch in Meiose eintreten können, offenbaren sie ihren generativen Charakter (Abb. 4a). Manchmal sind aber alle AZ kurz und breit, machen also den Eindruck "somatisierter" Zellen. Doch hat es sich gezeigt, daß auch solche "somatisierte" Zellen noch zu EMZ werden (Abb. 4b) und sogar Tetraden ergeben können. Offensichtlich darf man sich zur Beurteilung des Charakters der AZ nicht zu sehr auf deren äußere Form verlassen. — In seltenen Fällen wurden bei CJ6 und CJ7 auch "einzellige" Archespore angetroffen (Abb. 4c): eine einzige II. AZ oder EMZ neben eindeutig somatischen Nuzelluszellen, die ihrer Anordnung nach aber auch zum Teil aus der subepidermalen Zellschicht hervorgegangen sind. Bei allen Bastarden kommen auch undifferenzierte Nuzelli (vgl. *R. bregutiensis*) vor. Diese Störungen treten bei den Elternpflanzen kaum in Erscheinung und dürften deshalb wohl mit der Bastardierung zusammenhängen.

Der Verlauf der Meiose ist nicht leicht zu untersuchen, da die Diakinesen meist kein klares Bild bieten. Eine Diakinese zeigte 9 Bivalente und einen Tri-

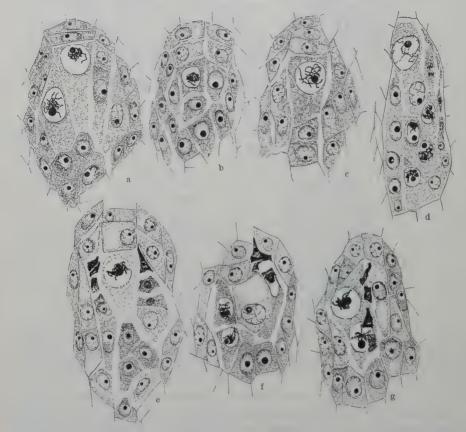


Abb. 4a—g. R. caesius × ideaus: Archespor und Meiose. a Normal entwickeltes Archespor mit 3 EMZ (CJ 6); b somatisiertes Archespor mit kurzen AZ, darin eine EMZ (CJ 6); c "einzelliges" Archespor (CJ 6); d viele EMZ (CJ 1); e Tetraden aus seitlicher EMZ und Tochterzelle einer II. AZ (CJ 6); f reduzierte EZ mit Tetradenresten, 2 Tochterzellen in Meiose (CJ 6); g degenerierte Tetrade (CJ 6). a—g 750mal vergrößert.

valenten. Auch eine andere Diakinese enthielt wahrscheinlich einen Trivalenten. Trotz der unregelmäßigen Meiose entstehen Tetraden sehr oft (Abb. 4e und 5f). Die oberen Makrosporen degenerieren gewöhnlich sofort nach der vollendeten Meiose. Doch auch die chalazale Makrospore geht oft zugrunde, ohne sich zur EZ zu entwickeln (Abb. 4g). Während dem Auswachsen der EZ zu Embryosäcken beginnen die AZ und auch benachbarte somatische Zellen ebenfalls oft zu degenerieren, wobei nicht selten auch der Embryosack selbst Degenerationserscheinungen zeigt.

In manchen Samenanlagen findet man auch AZ, die durch ihren großen Kern und durch große Vakuolen in dem oft dunkleren Plasma auffallen (Abb. 5a und b).

Es handelt sich offenbar um Zellen, die in Umwandlung zur (unreduzierten) EZ begriffen sind. Am häufigsten zeigen seitliche Tochterzellen Umwandlungsstadien, doch konnten auch aus langen II. AZ entstandene EZ beobachtet werden (Abb. 5c und f). Abb. 5d und 5e zeigen ebenfalls diplospore EZ, die aus zentraler bzw. seitlicher AZ entstanden sein dürften. (Bei dem oberhalb der EZ von Abb. 5d

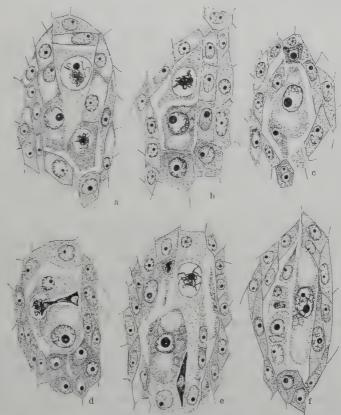


Abb. 5 a—f. R. $caesius \times idaeus$: Diplosporie. a, b Umwandlung von Tochterzellen zu EZ (CJ 6); e, d diplospore EZ (CJ 6); e diplospore EZ aus Tochterzelle (CJ 7); f diplospore EZ aus langer II. AZ (CJ 1). a—f 750mal vergrößert.

liegenden Zellrest handelt es sich wohl um den Rest einer Deckzelle oder Archesporzelle, sicher nicht um Reste von Makrosporen). Wahrscheinlich erfolgt die Umwandlung zur unreduzierten "Spore" nicht immer in ganz typischer Weise, indem das auffallend starke Kernwachstum auch unterbleiben kann. Entstehung unreduzierter EZ aus somatisierten AZ wurde nicht mit Sicherheit festgestellt, ebenso fehlt jegliches Anzeichen dafür, daß sich auch Chalazazellen in EZ umzuwandeln vermögen (Aposporie).

Alle Bastardpflanzen entwickeln also neben den reduzierten auch diplospore EZ. Letztere werden aber wie bei R. caesius viel weniger häufig gebildet. Doch scheint es, daß sich nur diese zu funktionsfähigen Embryosäcken zu entwickeln vermögen, während die reduzierten Embryosäcke meist schon früh degenerieren. Fruchtknoten blühender Blüten von CJ 7 enthielten jedenfalls nur selten

funktionstüchtig scheinende Embryosäcke. Entsprechend dem verhältnismäßig seltenen Auftreten diplosporer EZ und der häufigen Degeneration reduzierter EZ dürfte es sich hier um solche mit unreduzierter Chromosomenzahl gehandelt haben. Die wenigen beobachteten Früchtchen wären demnach aus diplosporen Embryosäcken entstanden. (Auch Rozanova erhielt nur Nachkommen, die aus unreduzierten Eizellen stammten.)

5. Besprechung der Ergebnisse.

Das wichtigste Ergebnis dieser Untersuchung besteht darin, daß es gelang, für die Bastarde CJ1, CJ6 und CJ7 die Bildung unreduzierter Embryosäcke durch Diplosporie nachzuweisen. Da der eine Elter, R. idaeus, rein sexuell ist und auch seine embryologische Untersuchung keinerlei Anzeichen diplosporer Embryosackbildung ergab, muß demnach die Anlage der Diplosporie durch den R. caesius-Gameten auf den Bastard übertragen worden sein. Daß die Apomeiose (d. h. die Fähigkeit zur Bildung unreduzierter Eizellen) bei Rubus durch Gameten übertragen werden kann, ging schon aus der Arbeit von Rozanova hervor. Die vorliegende Arbeit beweist nun eindeutig, daß Diplosporie (die eine Art Apomeiose) genetisch bedingt und wohl wie bei Potentilla durch einen (?) bestimmten genetischen Faktor verursacht wird.

Die Tatsache, daß bei den Bastardpflanzen nur diplospore EZ und nie ein Anzeichen der Bildung aposporer EZ beobachtet wurden, weist erneut darauf hin, daß es sich bei den beiden Erscheinungen der Diplosporie und Aposporie entgegen der Ansicht von Fagerlind (1944) doch um prinzipiell verschiedene Entwicklungsmöglichkeiten und nicht nur um graduelle Unterschiede handelt. Wären nämlich sowohl Diplosporie wie Aposporie als Entwicklung somatisch gewordener oder somatischer Zellen aufzufassen (wie dies Fagerlind annimmt), so wären bei den Bastardpflanzen (wie übrigens auch bei R. caesius, vgl. die ausführliche Diskussion dieser Fragen in der früheren Arbeit) beiderlei unreduzierte EZ zu erwarten. Ferner würden sich sowohl bei R. caesius wie bei den Bastardpflanzen sicher öfters auch diplospore EZ aus somatisierten AZ entwickeln. Dies ist aber nicht der Fall und zeigt, daß der Faktor "d" offenbar nur auf noch mehr oder weniger generative AZ einwirken kann.

Die Ergebnisse dieser und der früheren Untersuchung legen den Schluß nahe, daß die Vererbung von Apomeiose und Sexualität wohl mehr oder weniger intermediär geschieht, daß also letztere wohl kaum völlig dominant gegenüber ersterer ist [wie Gustafsson (1930) aus den umfangreichen Kreuzungsversuchen von Lidforss (1914) schloß]. Unter Berücksichtigung der verschiedenen Chromosomenzahlen und der Tatsachen, daß R. caesius zwar tetraploid ist, aber zwei homologe Chromosomensätze besitzt (vollkommen normale Meiose in PMZ und EMZ; in der Diakinese immer 14 Bivalente; Gustafsson 1943 und Christen 1950) und daß ferner R. caesius in erheblicher Zahl reduzierte Eizellen bildet, kann man sich die Vererbung der Diplosporie in unserem Fall entsprechend folgendem (vorläufig rein hypothetischem) Schema vorstellen:

 Die Chromosomenverhältnisse von R. caesius weisen darauf hin, daß diese Art möglicherweise durch Kreuzung zweier diploider Arten mit nachträglicher Verdoppelung der Chromosomenzahl entstanden ist. Die beiden Gene DD bzw. dd würden demnach in homologen Chromosomen liegen und sich bei der Meiose trennen, so daß nur einerlei Sorte von Gameten zustande käme. Der Bastard wäre vorwiegend sexuell und würde nur in geringem Maß diplospore Embryosäcke bilden (Überwiegen der beiden Quantitäten D über d). Dies stimmt mit unseren Ergebnissen gut überein; die zahlreich gebildeten reduzierten, d. h. sexuellen EZ gehen wohl infolge der Störungen bei der Meiose zugrunde. Die weitgehende Sterilität der Bastardpflanzen erklärt sich mit der Annahme, daß nur die wenigen diplosporen Embryosäcke funktionsfähig sind.

Zusammenfassung.

- 1. Die embryologische Untersuchung verschiedener Pflanzen von Rubus idaeus zeigte vollkommen normale Archespor- und Embryosackentwicklung.
- 2. Die drei untersuchten triploiden Bastarde R. caesius \times R. idaeus bilden in geringem Maß auch Embryosäcke durch Diplosporie, während die nach meiotischen Teilungen entstandenen Embryosäcke oft degenerieren und wohl immer funktionsuntüchtig sind.
- 3. Da von den beiden Elternpflanzen nur R. caesius Diplosporie zeigt, muß diese Erscheinung durch den R. caesius-Gameten auf den Bastard übertragen worden sein. Dadurch ist erwiesen, daß Diplosporie bei Rubus genetisch bedingt ist.
- 4. Schließlich wird ein hypothetisches Vererbungsschema der Diplosporie diskutiert unter der Annahme, daß sich Diplosporie und Sexualität mehr oder weniger intermediär vererben.

Literatur.

Christen, H. R.: Untersuchungen über die Embryologie pseudogamer und sexueller Rubus-Arten. Ber. schweiz. bot. Ges. 60, 153 (1950). — Fagerlind, F.: Die Samenbildung und die Zytologie bei agamospermischen und sexuellen Arten von Elatostema usw. Kgl. Sv. Vetenskapsakad. Hdl., 3. Ser. 21, Nr 4 (1944). — Gustafsson, Å.: Kastrierungen und Pseudogamie bei Rubus. Bot. Not. (Lund) 1930, 477. — The Genesis of the European Blackberry Flora. Lunds Univ. Årsskr., N. F. 39 (1943). — Lidforss, B.: Résumé seiner Arbeiten über Rubus. Z. Vererbungslehre 12, 1 (1914). — Rozanova, M. A.: Origin of news forms in the genus Rubus. Bot. J. USSR 19 (1934). Zit. nach Gustafsson, 1943. — Rutishauser, A.: Pseudogamie und Polymorphie in der Gattung Potentilla. Arch. Klaus-Stiftg 23, 268 (1948).

Dr. H. R. Christen, Winterthur (Schweiz), St. Georgenstr. 17.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Heidelberg.

VERSUCHE ZUR EVOLUTORISCHEN ENTSTEHUNG DER HÖHLENTIERMERKMALE.

Von

Wolfgang Janzer und Wilhelm Ludwig.

Mit 16 Textabbildungen.

(Eingegangen am 7. April 1952.)

Inhalt. Sei	ite
I. Fragestellung	62
II. Material und Methode	03
III. Untersuchungen	64
1. Feststellung der Photophilie und Photophobie 4	64
2. Die bevorzugte Lichtzone ("Lichtorgel")	65
3. Periodische Schwankungen in der Lichtempfindlichkeit 4	66
4. Versuche mit verschiedenem Untergrund	67
5. Höhlenversuche ohne Trennwand	68
6. Höhlenversuche mit Trennwand und Höhlenpforten 4	69
7. Versuche zur Thigmotaxis	71
8. Die Lichtempfindlichkeit der Wasserasseln	72
IV. Versuche an anderem Material. A. Porcellio scaber Latr. B. Oniscus sp. C. Droso-	
phila melanogaster. D. Anhang	75
Zusammenfassung	77
Literatur	78

I. Fragestellung.

Die Entstehungsursache der charakteristischen Höhlentiermerkmale (erbliche) Pigment- und Augenreduktion, ist noch nicht befriedigend geklärt. Die lamarckistische Anschauung entbehrt jedes experimentellen Beweises; alle Versuche, die für ihre Richtigkeit sprachen, stellten sich als Dauermodifikationen oder Täuschungen heraus (vgl. S. 477). Auch eine darwinistische Deutung überzeugt zunächst nicht, da den Höhlentiereigenschaften höchstens ad hoc ein selektiver Vorteil zugesprochen werden könnte. Zwar wurde der Pigmentverlust manchmal als Materialersparnis gedeutet — z. B. könnten die sonst zu Melanin "totgebrannten" Eiweißbausteine für den Betriebsstoffwechsel verwendet werden (Kosswig 1937) —, doch wäre dieser "Vorteil" zu gering, wobei überdies zu bedenken ist, daß viele Nachttiere, etwa Carabus-Arten, stark pigmentiert sind. Ebenso reichen Mutationsdruck plus Zufallswirkung (Kosswig 1937, 1944, 1945) zur Erklärung nicht aus, wie Ludwig (1942) rechnerisch zeigen konnte. Auch die Deklarierung der Höhlentiermerkmale zu "Degenerations"- anstatt "Anpassungs"merkmalen, wie z. B. "Präadaptation", eventuell unterstützt durch Homogamie (Ulrich 1942, Kosswig 1945, 1948), halten kritischen Betrachtungen nicht stand. Wenn auch alle diese Faktoren mitwirken, so bleibt trotzdem eine Lücke bei einer Nachrechnung. Ludwig vermutete daher, daß Pigment- und eventuell auch Augenverlust mit einer stärkeren Lichtscheu gekoppelt sein könnten. Nach dieser "Fallentheorie" würde eine Höhle als Falle wirken, die von pigmentlosen Tieren seltener verlassen wird als von pigmentierten, nachdem sie diese zufällig betreten haben. Es galt also zu prüfen, ob pigmentärmere Tiere lichtscheuer sind als voll pigmentierte.

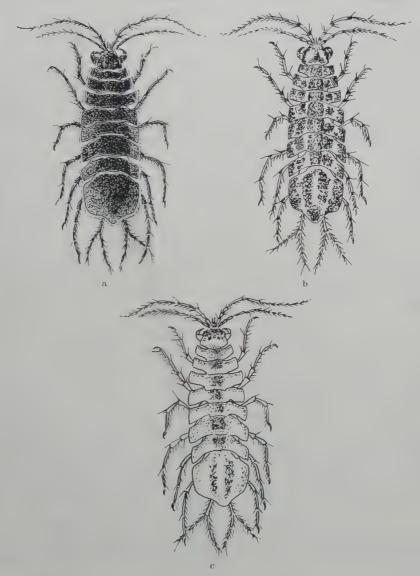


Abb. 1a—c. a "Schwarze", b "graue", c "helle" Asseln. Drei lichttreue Abbildungen (etwa 10 × 5 cm, gez. K. Walther), die hier nicht veröffentlicht werden können, wurden photokopiert, dann ausgeschnitten und auf schwarzem Hintergrund einzeln einem empfindlichen Luxmeter ausgesetzt. Fs ergab sich das lux- bzw. apostilb-Verhältnis 16:20:23.

II. Material und Methode.

Untersuchungsobjekt. Hauptsächlich wurde die Wasserassel (Asellus aquaticus L.) benutzt, die in verschiedener Färbung vorkommt. Dabei wurden 3 Farbstufen unterschieden: sehwarz, grau und hell (Abb. 1). Junge Tiere sind zwar vielfach heller, doch kamen sie nicht

zur Verwendung. Die kleinsten geschlechtsreifen \mathfrak{QQ} mit Brutsackbildung waren 5 mm lang (nach Maercks 1937, $4^{1}/_{2}$ mm), die kleinsten kopulierenden \mathfrak{GG} 7 mm (Maercks und eigene Befunde). Die Asseln sollen mit 3 Monaten geschlechtsreif werden und ein Höchstalter von 1 Jahr erreichen, wenn die Wassertemperatur gleichbleibend 19—20° beträgt. Für später ist anzumerken, daß (Maercks) die Höhepunkte der Fortpflanzung in den einzelnen Gegenden zu verschiedenen Jahreszeiten liegen.

Nord- und Osteuropa: Frühjahr und Frühsommer. (Nordengland: 4.-6. Monat,

Warschau, Königsberg: 4.—9. Monat.)

Westeuropa: im Winter (Toulouse 12.-1. Monat), während der Sommerzeit keine

Kopulationspaare.

Süddeutschland nimmt eine Zwischenstellung ein. Es ist zwar ein Frühjahrsmaximum vorhanden (München, Freiburg 3. und 4. Monat), auch im Sommer finden sich noch zahlreiche Kopulationspaare, doch werden sie ab 9. Monat immer seltener, ab Mitte Dezember zeigt sich aber sehon wieder ein Anstieg. Für Heidelberg konnten die Angaben bestätigt werden. Dieser Fortpflanzungsrhythmus macht sich auch in eigenen Versuchen bemerkbar. Zu



berücksichtigen ist noch, daß die Tiere schon vor der Begattung oft tagelang vereinigt sind, wobei das \circlearrowleft das \circlearrowleft auf der Körperunterseite mit sich herumträgt ("Präkopulation" nach Maercks). Diese Tiere wurden nur gesondert untersucht, sonst ausgeschieden.

 \overline{V} ersuchsanordnung. Als Apparatur diente ein Glasaquarium von 29×18 cm, dessen Boden in 4 Felder eingeteilt war (Abb. 2). In der Mitte wurde ein Startpunkt (S) angegeben. Als Lichtquelle diente eine 40-

Watt-Lampe in 5 cm Abstand, deren Wärmestrahlung durch eine Glasscheibe abgefangen wurde. Alle Versuche fanden im Dunkelzimmer statt. Das dem Licht nächste Feld trägt die Nr. 1. Der Untergrund war grauschwarz. Abweichende Anordnungen werden jeweils angeführt.

III. Untersuchungen.

1. Feststellung der Photophilie und Photophobie.

Frisch gefangene Wasserasseln, meist 8—12 mm, selten bis 6 bzw. 14 mm, wurden mit einem Glasrohr auf den Startpunkt (Abb. 2) gesetzt und dann 4—5 min mit einer Petrischale aus schwarzem Glas überdeckt. Hierauf freigelassen, wurden jene Tiere "photophil" (—) genannt, die in 3maligem Versuch stets zum Licht hinwanderten und dabei den Beckenrand (Feld 1) erreichten. Für die Benennung "photophob" (—) galt das Entgegengesetzte. Der Restteil der Tiere wurde unter "indifferent" (i) rubriziert. Die Kopfstellung des Tieres beim Start, nach Entfernung der anfänglichen Dunkelkappe, hatte auf die Laufrichtung keinen Einfluß. Ist z. B. bei einem photophilen Tier beim Start der Kopf von der Lichtquelle weggewendet, so läuft es in einem Bogen (nach rechts oder links) auf das Licht zu, ein photophobes entgegengesetzt. Dreht man die Apparatur vorsichtig um 180° oder belichtet von der entgegengesetzten Seite, so erfolgt bei allen photophilen bzw. photophoben Tieren Umordnung binnen 10—15 min. Versuche über 6 Monate (August 1949 bis Januar 1950) ergaben (Tabelle 1).

Tabelle 1. Lichtoptisches Verhalten von schwarzen, grauen und hellen Wasserasseln.

Farbe	+		i	+ %	%	i %	Σ	Σ %
Schwarz	143 78 37	119 228 215	245 168 85	28,2 16,5 11,0	23,5 48,1 63,8	48,3 35,4 25,2	507 474 337	100,0 100,0 100,0
Summe	258	562	498	19,6	42,6	37,8	1318	100,0

Eine χ^2 -Prüfung für (- .— i) liefert χ^2 – 114,58 bei 4 FG. also $P \ll 10^{-10}$; eine solche für nur (-, -) χ^2 – 102,90 bei 2 FG. damit gleichfalls $P \ll 10^{-10}$. Somit Resultat völlig gesichert. Vielleicht liegt außerdem ein Jahresrhythmus (vgl. S. 466f) vor. derart. daß die Photophilie im Winter schwächer (seltener), im Sommer stärker (häufiger) ist.

Eine Aufstellung über die obengenaumten 6 Monate zeigt nämlich folgende Schwankungen (Tabelle 2).

Aus ihr ist ersichtlich, daß die Photo*philie* in den Monaten August bis Oktober bei allen 3 Farbstufen höher ist als im November, in dem man ein deutliches

Absinken bemerkt. Im Dezember wird der Tiefstand erreicht, aber schon im Januar tritt wieder ein leichter Anstieg ein. In Abschnitt 3 kommen wir auf Grund erweiterter Daten hierauf zurück.

2. Die bevorzugte Lichtzone ("Lichtorgel").

Mit der gleichen Versuchsanordnung wurde geprüft, in welcher Lichtzone sich die Asseln am häufigsten aufhalten. Hierbei sind 2 Untersuchungswege möglich: Entweder zählt man die Einzelfelder in bestimm-

Tabelle 2. Lichtoptisches Verhalten der Wasserasseln August 1949 bis Januar 1950.

Monat	Farbe	+ °o	- %	i %	Σ absolut
August	s g h	35,3 22,0 11,6	17,6 40,7 55,8	47,1 37,3 32,6	34 59 43
September	$\left\{ \left \begin{array}{c} s \\ g \\ h \end{array} \right \right.$	35,4 $25,6$ $12,3$	20,8 48,8 63,1	43,7 25,6 24,5	48 43 57
Oktober	$\left\{\begin{array}{c} \mathbf{s} \\ \mathbf{g} \\ \mathbf{h} \end{array}\right.$	44,0 $20,9$ $11,7$	16,8 45,7 66,1	39,2 33,3 22,2	119 105 77
November	{ g h	18,6 12,3 10,2	23,4 49,7 66,3	58,0 37,9 23,5	183 179 98
Dezember	$\left\{\begin{array}{c} \mathbf{s} \\ \mathbf{g} \\ \mathbf{h} \end{array}\right.$	21,5 10,7 9,1	33,3 46,1 61,4	45,2 43,1 29,5	93 65 44
Januar	$\left\{ \left \begin{array}{c} s \\ g \\ h \end{array} \right \right.$	30,0 13,0 11,1	30,0 69,5 66,7	40,0 $17,4$ $22,1$	30 23 18

ten Zeiträumen nach der Besetzungsdichte aus; oder man wertet die Zeit aus, während der sich die Einzeltiere (die bei geringer Individuenzahl unterscheidbar sind) in den verschiedenen Feldern aufhalten, und zieht den Durchschnitt. Der zweite Weg erschien günstiger. Es wurde also die Zeit notiert, die sich ein Tier im Einzelfeld aufhielt, und dann der Durchschnitt gezogen:

$$ext{Feldzahl} = rac{ ext{(Feld 1 mal Zeit)} + \cdots + ext{(Feld } n ext{ mal Zeit)}}{ ext{Gesamtzeit des Versuches}}$$
.

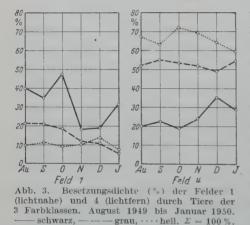
Tiere, die zwischen Feld 1—4 mehrmals wechselten, wurden nicht berücksichtigt und "lichtunempfindlich" genannt — es waren etwa 10% — zum Unterschied von den indifferenten (s. oben), die sich zwar (nach unserer Definition) weder photophil noch photophob verhielten, aber eine bestimmte Lichtzone bevorzugten. Versuchsdauer 30—60 min. Die Ergebnisse zeigt Tabelle 3 (links) und Abb. 3 (in %).

Durch die Versuche der Abschnitte 1 und 2 ist also eine positive Korrelation zwischen Pigmentverlust und Photophobic voll gesichert. Zwecks Feststellung des erwähnten Jahresrhythmus wurde eine geringere Zahl von Tieren noch ein

	Aı	ıg. 19	49	Se	pt. 19	49	0	kt. 19	49	M	irz 19	50	Aı	oril 19	950	M	ai 1950
Feld	s	g	h	S	g	h	8	g	h	s	g	h	s	g	h	s	g h
1 2 3 4 1 2 3 4	12 9 3 6 29 62 31 39	10 3 9 25 19 17 40 82	4 2 7 26 9 4 15 62	14 13 4 9 16 15 23 29	$ \begin{array}{ c c c } 8 & 2 & 7 \\ 7 & 21 & 6 \\ 10 & 12 & 27 & 6 \end{array} $	6 3 10 33 5 4 4 23	48 23 12 19 22 16 12 20	16 11 13 46 4 12 16 38	$\begin{bmatrix} 6 \\ 2 \\ 10 \\ 46 \\ 4 \\ 4 \\ 14 \\ 32 \end{bmatrix}$	15 7 5 6 16 8 6 7	8 5 5 15 13 4 6 16	6 5 9 19 5 5 7 14	13 6 3 4 16 9 7 8		3 2 6 11 5 4 11 20	12 2 2 4	$ \begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$
	N.	ov 19	149	D	ez. 19	49	J	an. 19	50	Ju	ıni 19	50	Jı	ali 19	50		

Tabelle 3. Besetzungsdichte der Felder in den Monaten August 1949 bis Januar 1950 und März bis Juli 1950.

P-Werte der linken 6 Gruppen (Prüfung auf homogene Besetzung der 4 Felder durch die 3 Farbklassen): <0.01; <0.01; <0.01; <0.01; <0.01; <0.01; <0.01. $\Sigma\chi^2=227.76$ bei 36 FG, daraus P (total) $\ll 10^{-10}$. Rechts: Im Februar waren keine Tiere vorhanden. Bei der Berechnung wurden hier Feld 1 und 2, ebenso 3 und 4 zusammengezogen. Einzel-P: <0.01; <0.01; <0.03; 0.05>P>0.02; <0.01. Aus $\Sigma\chi^2=53.66$ folgt bei 10 FG ein $P\ll0.001$.



weiteres Halbjahr geprüft (Tabelle 3 rechts; $P \ll 0,001$). Ferner zeigten "Doppelversuche" mit Prüfung derselben Individuen nach Methode (1) und (2), daß in der Lichtorgel Feld 1 stets die (nach unserer obigen Definition) photophilen, Feld 4 die photophoben, Feld 2 und 3 die indifferenten Tiere enthielt. Die Resultate beider Versuchsreihen sind also konform (nur abgesehen von den 10% "lichtunempfindlichen" Tieren der Orgelversuche, deren Verhalten vielleicht sekundäre Gründe hat).

3. Periodische Schwankungen in der Lichtempfindlichkeit.

Jahresrhythmus. Die bisherigen Ergebnisse wiesen auf eine Jahresschwankung im lichtoptischen Verhalten der Wasserasseln hin (Abb. 4): Maximum im Sommer, Minimum im Winter; Höhepunkt wohl im Mai, dann allmähliches Absinken bis November-Dezember, worauf ab Januar wieder ein Anstieg erfolgt. (Bei den schwarzen Asseln ist vielleicht noch ein zweiter Höhepunkt im Oktober vorhanden.) Abb. 4 gibt das Gesamtresultat wieder. Die Photophilie würde somit den gleichen Rhythmus wie die geschlechtliche Aktivität (MAERCKS, Süddeutschland, s. S. 464) ergeben: Maximum März-April, Absinken bis November, ab Mitte Dezember wieder Anstieg.

Abb. 5 bringt zusätzlich eine Gegenüberstellung der photophilen (+) und nichtphotophilen (-) und i) Asseln, die wohl eindeutig für einen Jahresrhythmus spricht.

Tagesrhythmus. Wurden Tiere zu verschiedener Tageszeit untersucht er ergaben sich bei konstanter Versuchsanordnung (auch Beleuchtung, keine Unterschiede im lichtoptischen Verhalten, somit kein Tagesrhythmus Statistische Prüfung entbehrlich.

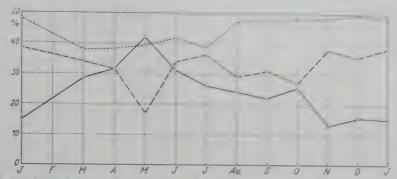


Abb. 4. Der Jahreschythmus der Photopholie (Asseln verschieden r. Fache \sim 5.463.: photopholie (+), — photophob (-), . . . indifferent (i). Die Häufigkeit der photophoben Tiere ergibt einen wenn auch schwächer ausgeprägten antagonistischen Verlauf, die "indifferenten" kompensieren das jeweilige Defizit. Prüfung auf Homogenität (Monate, liefert bei je 16 FG (11 Monate, Februar zehenzer mangels Tieren aus) für die Alternative (+, —); P < 0.001; < 0.01; < 0.3; total: $2\chi^2 = 65.1795$ bei 30 FG, also P (total) < 0.001. Bei Prufung auf (-, i. —) folgt: $2\chi = 134.7$ bei 66 FG, also P 0.001, daher Resultat auch hier gesichert.

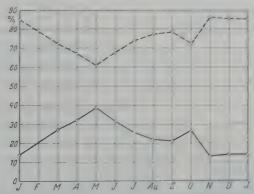


Abb. 5. Gegenüberstellung der photophilen (+) (---) und nichtphotophilen (i und --) (---) Wasserasseln. Bei 10 FG folgt $\Sigma \chi^2 = 60.8$, also $P \ll 0.001$; damit ist Inhomogenität des Verhaltens der photophilen Tiere im Jahresablauf gesichert.

4. Versuche mit verschiedenem Untergrund.

Oberbeleuchtung. Das oben beschriebene Glasaquarium (Abb. 2) wurde zunächst auf einen unterschiedlich hellen Untergrund gesetzt (schwarz, weiß und 2 Graustufen; $5 \neq 5$ cmoder 2×2 cm-Karierung oder Musterungen) und dann, von oben beleuchtet, mit Asseln beschiekt. Diese liefen sehr unruhig hin und her, so daß ein Auszählen unmoglich erschien. (Sie kamen nur "thigmotaktisch" zur Ruhe und blieben auch an ihrem Ort, wenn man den jeweiligen Untergrund wechselte, z. B. von schwarz in weiß oder umgekehrt.) Vgl. Abb. 6.

Da bei all diesen Versuchen nicht ausgezählt werden konnte, wurde der Boden des Aquariums zur Hälfte weiß bzw. schwarz gefärbt, und in Abständen von 2—5 min die Zahl der in beiden Feldern befindlichen Tiere registriert (Tabelle 4). Die Oberbeleuchtung hat zwar keinen Einfluß auf die Verteilung der Tiere, doch steigt deren Unruhe mit wachsender Lichtstärke. Tabelle 4 enthält die Summe der Tierzahlen aus 10 Versuchen mit 40 Watt Oberbeleuchtung in 30 cm Abstand.

							T anene	x.							
Nach min		5			10		15		20		25			30	
Farbklasse	s	g	h	s	g	h	s g	h	$s \mid g \mid h$	s	g	h	s	g	h
U: Hell U: Dunkel .	20 20	22	17 23	22 18	21 19	21 19	16 22 24 18	17 23	$egin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	21 19	15 25	19 21	19 21	19 21	16 24
Nach min Farbklasse		35 g	h	s	1() g	h	45 s g	h	50 s g h	B	55 g	h	8	60 g	h
U: Hell U: Dunkel .	18 22	18 22	19 21	16 24	21 19	23 17	$\begin{bmatrix} 24 & 23 \\ 16 & 17 \end{bmatrix}$	26 14	$\begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	22 18	22 18	23	20 20	20 20	22 18

Tabelle 4.

12 Proben zu je 2 FG; mittels χ^2 folgen die 12 P-Werte (abgerundet): 0,3; 0,97; 0,8; 0,4; 0,4; 0,75; 0,97; 0,87; 0,79; 0,75; 0,97; 0,87 und aus $\Sigma \chi^2 = 6.97$ ein P (total) bei 24 FG von >0.99. Die Verteilung der Tiere ist also homogen, es findet keine Bevorzugung von schwarzen

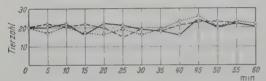


Abb. 6. Verteilung von schwarzen (——), grauen (——) und hellen (····) Wasserasseln auf hellem Untergrund. Die Asseln richten sich nicht nach dem Untergrund. Die Kurve für "dunklen" Untergrund verläuft noch gleichmäßiger.

und weißem Untergrund statt (vgl. Abb. 6). Die Wasserasseln berücksichtigen offenbar den Untergrund nicht, weil "die Blickrichtung ihrer Facetten mehr oder weniger nach oben gerichtet ist" (DE LATTIN 1939).

Unterbeleuchtung. Gegenversuche mit Unterbeleuchtung (Aquarium mit einer 40 Watt-Lampe von unten bestrahlt, seine "Decke" halb mit weißem, halb mit schwarzem Papier bedeckt) lieferten keine Unterschiede. Die Asseln

waren besonders zu Versuchsbeginn sehr unruhig, da sie sich — vielleicht infolge einer Art Lichtrückenreflexes — mit ihrer Rückenseite zum Lichteinfall einzustellen suchten. Einige liefen sogar eine Zeitlang an der Unterseite der Wassergrenzschicht entlang.



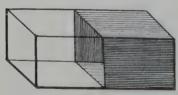


Abb. 7.

5. Höhlenversuche ohne Trennwand.

Bisher ergab sich, daß helle Asseln lichtscheuer sind als dunkle. Nun sollte untersucht werden, ob dieses Verhalten auch beim Betreten von Höhlen nachweisbar ist.

Zunächst Versuchsanordnung der Abb. 7. Ein Glasaquarium $(29 \times 18 \times 10.5 \text{ cm})$ wurde zur Hälfte mit lichtundurchlässigem Schwarzpapier verdunkelt und von oben beleuchtet (40 Watt-Lampe in 30 cm Abstand; Wasserschicht im Aquarium 2 cm hoch). Einige Versuche auch im diffusen Tageslicht kein; Unterschied.

Vom 1.2. bis 1.4.50 wurden insgesamt 50 schwarze, 50 graue und 50 helle Tiere untersucht. Die Versuchsdauer schwankte zwischen $1^1/_2$ und 2, zuweilen bis zu 4—5 Std, doch traten nach $1^1/_2$ Std keine erheblichen Änderungen auf. Alle Tiere starteten im Freiland. Das Resultat von 14 Versuchen zeigt Abb. 8: helle Asseln gehen sowohl schneller wie öfter in Höhlen als dunkle. Nach rund 60 min bleibt das Verhältnis s:g:h praktisch konstant. Die Unterschiede der numerischen Daten sind statistisch gesichert.

Parallelversuche zeigten weiter, daß nach 30 min nur noch photophile Tiere dauernd außerhalb der Höhle bleiben; die "indifferenten" halten sieh die meiste Zeit oder dauernd in der Höhle, die photophoben nur in der Höhle auf.

6. Höhlenversuche mit Trennwand und Höhlenpforten.

Hier wurde die gleiche Apparatur wie oben benutzt, nur war die verdunkelte Hälfte des Aquariums (Abb. 9) durch eine Weißblechwand von olivgrüner Farbe

abgetrennt, die 2 Eingänge von 1×1 cm besaß. Zwischen dem 1.4. und 15.7.50 wurden im ganzen 100 schwarze, 100 graue und 100 helle Asseln in 23 Versuchen untersucht. Alle Tiere starteten im Freiland. Es ergab sich das Resultat der Abb. 10.

Die Unterschiede sind statistisch gesichert. Abb. 10 zeigt weiter, daß die Schwankungen nach 30 min nicht mehr groß sind, wenn

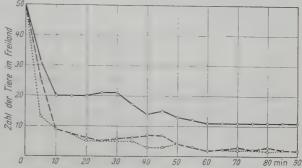


Abb. 8. Von je 50 schwarzen (-----), grauen (---------) und hellen (· · · ·) Asseln, die im Freiland starten, befinden sich nach x Minuten (Abszisse) noch im Freiland (Ordinate; Rest in der Höhle; keine Trennwand).

auch nicht so ausgeglichen wie bei den Versuchen ohne Trennwand.

Weiter fiel auf, daß die Tiere im Höhlenversuch mit Trennwand "unruhiger" waren als bei solchen ohne Wand. Daher ist auch das Verhältnis schwarz: grau:

hell nach 1 Std nicht so konstant wie im Versuch ohne Wand. Dieser Unterschied hat wohl folgende Gründe: Einmal fehlt bei den Versuchen mit Wand ein Lichtgefälle, weil diese ja lichtundurchlässig ist. Andererseits ist bei Versuchen ohne Wand der Anfangsbereich der "Höhle" lichtmäßig etwas abgestuft, so daß er relativ "indifferenten" Tieren das Aufsuchen einer ihnen zusagenden Lichtzone ermöglicht. Überdies bietet die Höhlentrennwand auch einen thigmotaktischen Reiz (S. 471). Insgesamt ergab sich für Wasserasseln das folgende Bild (Tabelle 5).



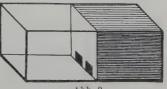


Abb. 9.

Massenversuche. Bisher (Abb. 8 und 10) waren durchschnittlich 10--15 Tiere gleichzeitig untersucht worden. Jetzt prüften wir je Versuch 30-45 (-60) Asseln, um zu eruieren, ob sich gegenüber den bisherigen Versuchen Unterschiede ergaben und wie sich die Verhältnisse bei einer "Masseneinwanderung" in ein Höhlenbiotrop gestalten. Die letzte Frage ist nicht unwichtig, da Asseln (besonders Landasseln) das Bestreben haben, sich zusammenzulagern (s. Thigmotaxis, weiter unten). Um den Naturverhältnissen nahezukommen, wurden auch Wasserpflanzen (Lemna minor) in das Versuchsgefäß gebracht. Versuchsdauer je 2 Std; je 70 schwarze, graue und helle Asseln. Das Ergebnis zeigt Abb. 11. (Protokolle im Institut, Unterschiede gesichert.) Auch hier stellt sich nach 1 Std ein einigermaßen konstantes Verhältnis s:g:h ein.

T_{0}		

	s	g	h	Σ	∑'%
Dauernd in der Höhle bleiben Dauernd außerhalb bleiben	32 19	45 8	59 0	136 27	45,3 9,0
Läßt man Schwankungen bis zu 15 min außer acht, so folgt: Dauernd in der Höhle bleiben Dauernd außerhalb bleiben Rest	59 33 8	78 16 6	90 3 7	227 52 21	75,7 17,3 7,0
Summe	100	100	100	300	100,0

Einzelversuche. Um das Verhalten des Einzeltieres während des Versuches genauer beobachten zu können, wurden mit der gleichen Apparatur (Abb. 9) nur jeweils 3 Tiere (1 schwarzes, 1 graues, 1 helles) gleichzeitig untersucht. Dabei

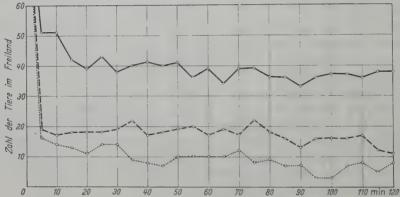
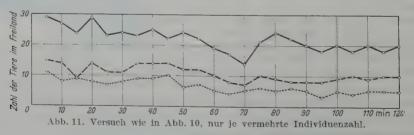


Abb. 10. Von 100 schwarzen (——), grauen (——) und hellen (....) Asseln, die im Freiland starten, befinden sich nach x Minuten (Abszisse) noch im Freiland (Ordinate), der Rest in der Höhle (Trennwand und Pforten). Für x = 0 besitzen die 3 Linien die Ordinate 100. Je Einzelversuch 10—15 Tiere.

zeigte sich, daß zumeist dieselben Tiere die Höhlen zeitweilig verlassen. Die Versuche fanden vom 15. 9. bis 15. 10. 50 statt. In dieser Zeit machte sich offenbar der Jahresrhythmus (s. oben) bemerkbar, weil nur wenige Tiere außerhalb



der Höhle blieben (im Oktober-November ist die Photophobie am schwächsten). Versuchsdauer 2 Std: im ganzen 50 Versuche, also je 50 schwarze, graue und helle Asseln. Man kann unterscheiden (Tabelle 6):

Die ersten 135 Tiere sind eindeutig charakterisiert, die restlichen 15 stellen verschiedene Übergangstypen dar, deren genaue Kennzeichnung hier nicht lohnt.

Tabelle 6.

	8	g	h	Σ	Σ'%
a) Photophile Tiere			1		
α) dauernd außerhalb der Höhle	3	3	0	6	4,0
β) bis 10 min in der Höhle	1	0	ő	lĭ	0,7
b) Photophobe Tiere	1			1	0,1
α) dauernd in der Höhle	26	35	37	98	65,3
β) nach 10—15 min in die Höhle gehend				00	00,0
und in ihr bleibend	5	2	2	9	6,0
γ) nach 30 min in die Höhle gehend und				Ĭ	0,0
in ihr bleibend	1	0	1	2	1,3
δ) binnen 15 min die Höhle verlassend .	0	3	3	$\tilde{6}$	4,0
c) Indifferente Tiere					3,0
50% der Zeit = 50-70 min in der Höhle	7	4	2	13	8,7
d) Rest (Übergänge)			_	10	0,,
a) zwischen indifferent und photophil.	1	0	0	1	0,7
β) zwischen indifferent und photophob.	6	3	5	14	9,3
Summe	50	50	50		
Summe	90	90	50	150	100,0

7. Versuche zur Thigmotaxis.

Schon mehrfach hatten sich Anzeichen ergeben, daß die Wasser- und Landasseln positiv thigmotaktisch sind. Dies erwies sich auch in folgenden Versuchen. Seitenwände und Rückwand eines Aquariums wurden mit weißem Papier be-

klebt, und an die Mitte jeder Wand eine schwarze Glasscheibe $(4\times 4 \text{ cm})$ in sehr steilem Winkel angelehnt; Beleuchtung vorn (Abb. 12). Die Tiere wurden auf den "Startpunkt" gebracht, mit einer schwarzen Petrischale überdeckt (4-5 min), dann frei gelassen. Sie konnten jetzt

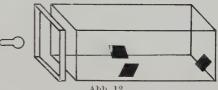


Abb. 12.

entweder zur Lichtquelle hinlaufen oder von ihr fort auf eine der weißen Wände, bzw. auf die "Dunkelfelder". Nur wenige Tiere liefen direkt auf letztere zu, versuchten aber, unter sie zu kriechen, was aus Platzgründen kaum gelang. [Schon Dietrich (1931) hatte festgestellt, daß ein Teil der Landasseln auf Dunkelschirme, die vor hellen Wänden stehen, zuläuft.]

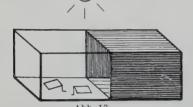
In weiteren Versuchen wurde Berührungs- und Dunkelreiz getrennt. In der Natur fallen ja beide in der Regel zusammen: ein Tier, das sich in eine Spalte zwängt, gelangt meist ins Dunkle. Es sollte nun geprüft werden, ob der Berührungs- oder der Dunkelreiz stärker wirkt. Wäre jener stärker, so ergäbe sich für die Höhlentiere die Folgerung, daß sie, auch wenn sie nicht lichtscheu sind, wegen ihrer Thigmotaxis, in enge Spalten kriechen, so daß auch photophile Tiere in "Höhlen" gelangen würden.

Versuchsanordnung. Im Glasaquarium (Abb. 13) wurden in der einen Hälfte "Höhlen" aus durchsichtigem Glas aufgestellt, bestehend aus einem Objektträger, an dessen einer Längsseite 2 Glasfüße von 3 mm Höhe angeschmolzen waren. So bot der Innenraum verschieden dicken Asseln die Möglichkeit, Bauch- und Rückenseite mit dem Glas in Berührung zu bringen. Zuweilen lehnten wir auch nur Objektträger an die Wand des Aquariums an (Abb. 14).

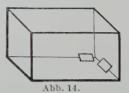
Der Versuchsgang lief in 3 Schritten ab. Zunächst wurde wie bei einem gewöhnlichen Höhlenversuch eine Hälfte des Versuchsgefäßes durch Schwarzpapier abgedunkelt (Abb. 7), und das ganze von oben mit 40 Watt aus 30 cm Abstand beleuchtet. Aus dem verwendeten Tiermaterial wurden später alle photophoben Asseln ausgelesen, d.h. solche, die nach spätestens 20 min die Höhle betreten hatten und dauernd (bis zu 3 Std) in ihr blieben. Nur diese wurden weiter untersucht.

Im 2. Schritt wurde die Verdunklung entfernt, dann in der einen Hälfte des Aquariums die durchsichtigen "Höhlen" (s. oben) aufgestellt und gewartet, bis sich die (photophoben) Tiere unter ihnen angesammelt hatten (Dauer $^{1}/_{2}$ —3 Std).

Jetzt (3. Schritt) wurde jene Hälfte des Aquariums verdunkelt, die keine durchsichtigen "Höhlen" enthielt, und das ganze von oben beleuchtet (wie Schritt 1; Abb. 13). Hält man die gleichen Beleuchtungsbedingungen wie im



1. Schritt ein, so bleiben weitaus die meisten Tiere stunden- bis tagelang in den beleuchteten Glashöhlen, obwohl sie normaler-



weise in den verdunkelten Raum des Gefäßes laufen würden (Abb. 15a und b). Einige Tiere, die die Glashöhlen verlassen hatten, um den Dunkelraum aufzusuchen, kehrten sogar aus diesem zurück, um wieder in die Glashöhlen zu kriechen. (Wurde die Lichtstärke wesentlich erhöht [Wärme abgeschirmt] — 100 Watt in 17 cm Abstand —, so zeigte sich nach ½ Std eine leichte Unruhe, nach ½ Std ging etwa die Hälfte der [photophoben] Tiere in das Dunkelfeld.)

Somit folgt: In natürlichem biologischem Milieu ist die Thigmotaxis stärker als die Photophobie. Photophobe Tiere erscheinen daher oftmals (gelegentlich) infolge ihrer Thigmotaxis "photophil". Abb. 15 b zeigt das Ergebnis von je 50 sehwarzen, grauen und hellen Tieren, die im "Höhlenversuch" (1. Schritt) innerhalb von 20 min das Dunkelfeld betraten und in ihm blieben. Infolge des thigmotaktischen Reizes, den die "Glashöhlen" (s. oben) boten, bleiben sie aber größtenteils im Hellfeld. Diese "photophil" erscheinenden Tiere sind unter "Freiland (in Glashöhlen)" rubriziert.

Aus den Daten war ersichtlich, daß manchmal Tiere aus dem Dunkelfeld gehen und unter die Glashöhlen kriechen. So z. B. befanden sich nach 35 min 2 schwarze und 6 helle Asseln, nach 40 min nur noch 1 schwarze und 4 helle im Dunkelfeld. Ein schwarzes und 2 helle Tiere sind also unter die Glashöhlen im Hellfeld zurückgekehrt. Ähnliche Verhältnisse sind zwischen 50 und 55 min und zwischen 70 und 75 min festzustellen. Bei einigen Tieren scheint ein "Kampf" zwischen Berührungs- und Dunkelreiz stattzufinden, da sie mehrfach wechseln.

Es bliebe noch zu untersuchen, inwieweit die Thigmotaxis für andere Höhlentiere bei dem Eindringen in "Höhlen" eine Rolle spielt. Höhlentiere, die positiv thigmotaktisch sind, müßten nicht unbedingt lichtscheu sein.

8. Die Lichtempfindlichkeit der Wasserasseln.

Es galt schließlich zu prüfen, ob das unterschiedliche Verhalten der Asseln im Lichtgefälle darauf beruht, daß das Körperpigment ein Lichtschutz ist. In Vorversuchen wurden je 50 schwarze, graue und helle Wasserasseln dem Sonnen-

licht ausgesetzt, und dann gewartet, bis alle Tiere Störungen zeigten. Da die Sonneneinstrahlung bei den einzelnen Versuchen verschieden stark war, mußte unterschiedlich belichtet werden $(45-75~{\rm min})$. Die Asseln befanden sich in

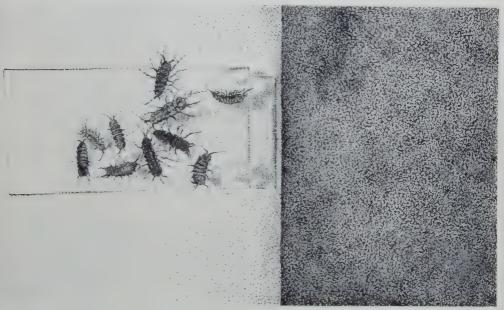


Abb. 15a. Wasserasseln bei Oberbeleuchtung im Aquarium mit 2 cm Wasserhöhe; rechte Hälfte verdunkelt; in der linken beleuchteten Hälfte ein durch 2 Füßehen gestützter Objektträger. (Die Abbildung zeigt auch den Schatten.) Helle und dunkle Asseln befinden sich unter dem Objektträger, keine im dunklen Raum. (Weiteres Material im Institutsarchiv.) Zeichnung nach Photographie 13×18 .

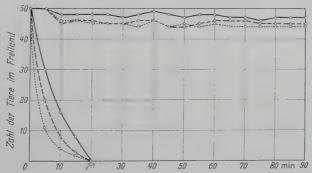


Abb. 15 b. Thigmotaxis und Photophobie. Von den "photophoben" Asseln geht (nach Schritt 3 des Versuches, s. oben) nur ein kleiner Teil (die fallenden Linien) ins Dunkle, die übrigen bleiben unter den belichteten "Glashöhlen" (obere Linien), —— schwarz. —— grau, · · · · hell.

Je 50 schwarze, graue und helle Asseln.

1 cm hoch mit Wasser gefüllten Petrischalen. Erwärmung wurde durch Zugabe von Eisstücken ausgeglichen. Nach 3 Wochen waren noch 31 schwarze, 19 graue und 14 helle Tiere am Leben. Schädigungen traten auch bei bedecktem Himmel ein, so daß das direkte Sonnenlicht nicht allein verantwortlich ist.

Um genauere Daten zu bekommen, arbeiteten wir mit ultraviolettem Licht.

Tabelle 7. Sterblichkeit der 3 Graustufen (Asseln) durch UV-Licht.

Tot nach		i 15 m strahlu			16,5 r strahlu		Tot nach		i 15 m strahlu			i 16,5 ı strahlu	
Stunden	g	g	h	s	g	h	Stunden	S	g	h	s	g	h
3 6 9 12 15 18 21 24 27 30 33 36 39 42 45 48	2 2 2 2 4 10 12 12 12 12 14 14 15 16	2 6 7 7 8 11 11 12 13 17 17 17	1 2 7 8 8 9 10 144 15 19 21 21 21 22		5 6 7 8 14 18 21 25 27 33 34 36 38 40	$\begin{array}{c} -2 \\ 6 \\ 7 \\ 11 \\ 16 \\ 19 \\ 22 \\ 30 \\ 32 \\ 34 \\ 37 \\ 38 \\ 39 \\ 41 \\ 43 \\ \end{array}$	51 54 57 60 63 66 69 72 75 78 81 84 87 90 bis 138 140	17 17 18 19 20 20 21 21 22 23 24 24 24 24 25	19 19 21 23 23 23 23 24 24 24 24 25	22 23 23 24 25	35 36 39 40 42 42 43 43 44 45	41 42 43 44 45	43 44 45

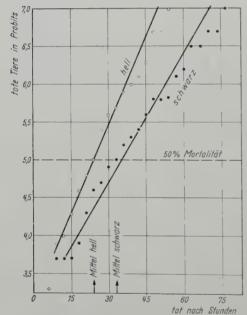


Abb. 16. Die Sterblichkeit nach x Stunden UV-Bestrahlung (16,5 min, s. Text) von je 45 hellen (o) und schwarzen (+) Asseln, in Probits.

Dazu wurden Wasserasseln mit einer Höhensonne (Hanauer Quecksilberquarzlampe) bestrahlt (Versuchsgefäß 20 cm ∅; 10 mm Wasserschicht; Lampenabstand 35 cm); bei 200 Individuen zunächst verschiedene Belichtungszeiten ausprobiert. Solche <10 min wirkten zu schwach, am günstigsten erwiesen sich 15—20 min.

25 schwarze, 25 graue und 25 helle Asseln wurden 15 min bestrahlt und alle 3 Std die Zahl der Gestorbenen notiert. In einem 2. Versuch wurden je 45 schwarze, graue und helle Asseln 16,5 min bestrahlt. Auch hier Ablesung alle 3 Std (bis 78 Std und darüber).

Aus Tabelle 7 geht augenscheinlich hervor, daß helle Asseln schneller sterben als schwarze, wenn sie mit UV-Licht bestrahlt werden. Auswertung nach dem Probit-Verfahren (BLISS 1937) ergibt für die Serie mit 16,5 min-Bestrahlung folgende Gleichungen der rektifizierten Σ -Kurven [$x=\overline{x}+\sigma(y-5)$], wobei $x=\mathrm{Zeit},\ y=\mathrm{Mortalit\"{a}t}$ in Probits und $\sigma=\mathrm{Streuung}$ der Mortalit\"{a}t (Absolutzahlen) je Zeiteinheit (h) bedeutet:

Es folgt mittels t-(und F-)Test ein gutgesicherter Unterschied der *Mittelwerte* der schwarzen und hellen Asseln (t-3,14 bei 86 FG, also P < 1%) bei einem nur schwach gesicherten zwischen den entsprechenden Varianzen (F = 1,94 bei 44/44 FG, P < 5%).

Die Annahme, daß helle Asseln früher und schneller sterben als schwarze, ist somit statistisch gesichert (Abb. 16); graue Asseln nehmen eine Mittelstellung ein. (Die Dosis von 15 min UV erwies sich für statistische Auswertung als zu wenig effektvoll.)

Anmerkung. Korrelation Körperfarbe —Geschlecht. DE LATTIN hatte 1949 festgestellt, daß bei Porcellio scaber die Scheekung der Dorsalseite bei Phäufiger auftritt als bei Pot, und angenommen, daß dieses Farbgen ein relativer Geschlechtsrealisator sein könnte. Auszählungen bei 50 schwarzen und 50 hellen Wasserasseln ergaben, daß unter den schwarzen Tieren 18 ± Phäufiger unter den hellen dagegen 30 Phäufiger waren. Vielleicht besteht auch hier zwischen Farbe und Geschlecht ein Zusammenhang. Allerdings ist das untersuchte Material zu gering $(P \approx 0.03)$; auch müßten genetische Untersuchungen angestellt werden.

IV. Versuche mit anderem Material.

A. Porcellio scaber LATR.

Untersuchung der Photophilie. In einem Feld von 100×70 cm, das von 20 cm hoher Wand umgeben war, wurden verschieden getönte Tiere untersucht.

Startpunkt in der Mitte; seitlich beleuchtet mit 40 Watt, so daß Entfernung Startpunkt-Lichtquelle 50 cm. Die Assel wurde auf den Startpunkt gesetzt, mit einer dunklen Schale überdeckt, nach 4—5 min freige-

		Tabelle 8.		
	Photophil	Photophob	Indiff.	Σ
schwarz grau hell	39 20 2	80 91 11	31 39 4	150 150 17

lassen. Lief sie dann in 3maligem Versuch zum Licht hin und erreichte den Rand des Feldes, wurde sie photophil (—) genannt: Klassifizierung photophob (—) und indifferent (i) wie bei den Wasserasseln. (Dietrich 1931 hatte eine ähnliche Versuchsanordnung benutzt, aber das Zahlenverhältnis \vdash : i: — nicht bestimmt.) Bezüglich Farbe wurden wieder schwarze, graue (marmorierte) und helle Tiere unterschieden. Ergebnis s. Tabelle 8.

Vergleicht man die schwarzen mit den grauen Asseln, so ergibt sich $\chi^2 = 7.74$, $P \approx 0.02$. Ein Unterschied ist somit wahrscheinlich.

Höhlenversuche. Angewendet wurden "Höhlen" mit und ohne Trennwand wie bei den Wasserasseln. Da indes die Tiere zu "unruhig" waren, konnten klare Ergebnisse nicht erzielt werden. Sieher ist, daß man alle Asseln thigmotaktisch zur Ruhe bringen kann. Ebenso gelang es, photophobe Tiere zu scheinbar photophilen "umzustimmen", wenn man sie unter den Objektträger kriechen ließ, wo sie im Lichte stundenlang ruhig sitzenblieben.

B. Oniscus sp.

Untersuchung der Photophilie. Versuchsanordnung wie bei Porcellio, leider meist nur graue (marmorierte) Tiere verfügbar, weil schwarze und helle sehr selten. Resultat s. Tabelle 9.

Somit ähnliches Ergebnis wie bei Porcellio.

Höhlenversuche. Wegen "Unruhe" der Tiere ergebnislos. Wieder aber kann man photophobe Oniscen durch Berührungsreiz dazu bringen, im Licht zu bleiben.

		Taoette 9.		
	Photophil	Photophob	Indiff.	Σ
schwarz grau hell	1 16 2	3 90 6	5 44 4	9 150 12

C. Drosophila melanogaster.

Lichtempfindlichkeit nermal gezogener Stämme. Das lichtoptische Verhalten von Drosophila ist schon oft untersucht worden (Carpenter 1905; McEwen 1918; Cole 1922; Lutz 1922 u.a.). Aus den Arbeiten von Brown und Hall (1936) geht aber erstmalig eindeutig hervor, daß sich der log der Antwortschwelle auf Licht linear mit der Facettenzahl ändert, was bedeuten würde, daß ein Tier mit bandförmigen Augen lichtscheuer wäre. Sollte dieser Befund allgemein gelten, so ergäbe sich für die Erbliche Augenreduktion bei Höhlentieren

folgende Erklärung: Tiere mit reduzierten Augen reichern sich in Höhlen an, weil sie diese — infolge größerer Photophobie — seltener verlassen als normaläugige. — Auch die Abhängigkeit von Augenfarbe und Lichtempfindlichkeit bei verschiedenen Wellenlängen wurde schon untersucht. FARDON, CARROLL und SULLIVAN (1937) stellten dabei fest, daß bei blauem Licht Tiere mit dunklen Augen (se) photophiler sind als helläugige (w)¹.

In eigenen Versuchen wurde geprüft, ob Körperfarbe mit Lichtempfindlichkeit korreliert ist, ob also (wie bei den Wasserasseln) das Pigment einen Lichtschutz darstellt. Da Körper- und Augenfarbe meist gekoppelt sind, bringen die folgenden Versuche keine grundsätzlich neuen Erkenntnisse, sondern sind Ergänzungen, d. h. es wurden verschiedene Stämme nach einer Methode geprüft, was bisher nur teilweise geschah.

Versuchsanordnung. Als Lichtgefälle diente ein Kasten von $100 \times 20 \times 20$ cm, dessen Vorderwand mit 40 Watt (30 cm Abstand) beleuchtet wurde. Vorderwand und Deckfläche: durchsichtig; Seitenwände und Boden: weiß (Papier); Rückwand: schwarz (Papier). Der Kasten wurde gedanklich in 10 Quader gleicher Größe geteilt, Dunkelzimmer, 20-22 °C, 20-22 Std; Alter der Tiere: 8-10 Tage.

Versuchsgang. Die Tiere wurden in den Kasten gebracht und 10 min belichtet, dann ihre Verteilung abgelesen. Darauf wurden sie 5 min im Dunkel belassen, wieder 10 min beleuchtet, und erneut ihre Verteilung abgelesen. Tabelle 10 enthält oben die Mittel aus 5 Versuchen, unten solche dreier weiterer Stämme.

Jeder der 5 oberen Stämme wurde auf die Nullhypothese (Verteilung in den 10 Quadern gleich) geprüft. Es folgte $\Sigma\chi^2=4377.83$ bei 45 FG, somit $P\ll 10^{-9}$. Test auf Homogenität lieferte $\Sigma\chi^2=482.63$ bei 36 FG, also $P\ll 0.001$, d. h. dunkle Stämme sind im Durchschnitt photophiler als helle. Stamm B ist am schwächsten photophil.

Für die unteren 3 Stämme folgt $\chi^2=66,0$ bis 18 FG, also P<0,001. Stamm y Hw ist (wie zu erwarten) nicht sehr photophil. Dagegen fällt der Wildstamm Berlin durch seine Photophobie auf. Von eyeless würde man andererseits Photophobie erwarten; vielleicht hängt hier das mehr oder weniger indifferente Verhalten mit der schwankenden Facettenzahl zusammen.

									_		
Stamm	1	2	3	. 4	5	6	7	8	9	10	Σ
S/Cy	320	54	55	45	46	44	42	44	67	283	1000
B	146	41	35	33	37	53	61	85	132	377	1000
w	264	78	70	66	67	67	68	68	71	181	1000
e^{11}	391	72	52	52	52	52	52	50	57	170	1000
se	412	66	56	42	41	44	44	44	63	188	1000
Berlin +	97	10	11	12	17	16	. 17	27	50	243	500
y Hw	139	22	23	18	20	23	27	26	34	268	600
ar/eyD	102	36	26	25	26	26	28	34	35	162	500

Tabelle 10. Besetzungsdichte der Quader (10) bei verschiedenen Drosophila-Stämmen¹.

¹ S/Cy: S - Star - etwas schmalere Augen als wild; Cy - Curley - aufgebogene Flügel.

B: Bar = Augen bandförmig.

w: white = Augen weiß, Körper heller.

e¹¹: ebony¹¹ = Körperfarbe glänzend schwarz.

se: sepia = Augen sepiafarben.

y Hw: yellow Hairy-wing = Körper gelb, Haare an den Flügelkanten länger als bei wild. ar/ey^D : abdomen-rotatum/eyeless-dominant. Das rezessive Allel ar ist hier unwichtig, weil ey^D (Augen unregelmäßig. Facettenzahl reduziert, oft bis zum Fehlen eines oder beider Augen) homozygot letal wirkt.

Quader	В		8,0	¹ y	W		se		
Quauer	H D		Н	D	Н	D	Н	D	
1 2 3 4 5 6 7 8 9	146 41 35 33 37 53 61 85 132 377	18 6 2 2 4 8 10 18 27 72	320 54 55 45 46 44 42 44 67 283	51 10 9 10 10 10 11 7 17 47	264 78 70 66 67 67 68 68 71 181	55 19 10 8 8 9 11 9	412 66 56 42 41 44 44 44 63 188	72 5 7 4 4 5 4 3 7 31	
Summe	1000	167	1000	182	1000	166	1000	142	

Tabelle 11. Vergleich von Hell- und Dunkelkulturen verschiedener Drosophila-Stämme.

Lichtempfindlichkeit von Dunkelzuchten. Zusätzlich wurde geprüft, ob Aufzucht im Dunkeln von Einfluß ist. Payne (1910) hatte bei Dunkelkulturen von Drosophila gefunden, daß nach 10 Generationen die Individuen seltener und langsamer zum Licht hinwandern. In weiteren sorgfältigeren Versuchen (Payne 1911) fand er, daß gegenüber Hellkulturen keine wesentlichen Unterschiede bestehen. Eigene Versuche brachten dasselbe Ergebnis. In Tabelle 11 sind Parallelzuchten (H = hell; D = dunkel) einander gegenübergestellt (10 Generationen).

Prüfung auf die Homogenität für die 4 Stämme ergibt: $\chi^2 = 9,703$; 4,636; 8,222; 9,311; daraus (bei je 9 FG) P ≈ 0.35 ; > 0.8; ≈ 0.5 ; ≈ 0.4 ; d. h., zwischen Hell- und Dunkelzuchten ist im lichtoptischen Verhalten kein Unterschied festzustellen.

D. Anhang.

Kapterew (1912) hatte Daphnien im Dunkeln gezüchtet und gefunden, daß nach einer gewissen Zeit (11—60 Tage je nach Art) das Augenpigment aufgelöst wurde. In der F_1 trat die Auflösung früher ein (schon ab 6. Tag), in der F_2 noch zeitiger (ab 4. Tag). Er schloß, daß zur Entwicklung des Augenpigmentes Licht notwendig sei. Einige spätere Forscher führten seine Ergebnisse als Beispiel einer Vererbung erworbener Eigenschaften an. Unsere Versuche konnten Kapterews Ergebnisse nicht bestätigen, doch war das Material gering, und es gelang nur, die Tiere 25 Tage am Leben zu halten (Druckluftanlage gestört). Versuche mit Cyclops, der leichter zu halten ist, verliefen ergebnislos (6 Generationen im Dunkeln). Die Tiere waren lediglich kleiner als die normalen, trotz reichlichen Futters, ihre Pigmentierung (Körper, Augen) unverändert.

Zusammenfassung.

- 1. Die bisherigen Erklärungsversuche zur Entstehung der "Höhlentiermerkmale" (d. h. vor allem der erblichen Pigment- und Augenreduktion), wie Materialersparnis oder Mutationsdruck + Zufallswirkung, sind nach Ludwig (1942) unzureichend. Eine lamarckistische Deutung entbehrt experimenteller Beweise. Ludwig nahm deshalb eine Korrelation zwischen Pigmentarmut und Photophobie an ("Fallentheorie" der Höhlen).
- 2. Zur Prüfung dieser Theorie wurden Tierarten untersucht, die bleiche und pigmentierte Individuen aufweisen, vor allem Wasserasseln (Asellus aquaticus L.) mit den Farbklassen schwarz, grau und hell. Diese Farbklassen zeigten im Lichtgefälle (Abb. 2) charakteristische Unterschiede: schwarze Asseln sind häufiger photophil als helle, und umgekehrt (Tabelle 1 und 2; Abb. 3). Zusätzlich wurde ein Jahreszyklus im lichtoptischen Verhalten festgestellt, der ungefähr mit dem von MAERCKS gefundenen Fortpflanzungszyklus übereinstimmt.

3. Versuche mit verschiedenem Untergrund erwiesen keinen Einfluß auf das Verhalten der Asseln, weil die Tiere offenbar den Boden kaum beachten, da die Mehrzahl ihrer Facetten nach oben gerichtet ist. Auch bei *Unter*beleuchtung und schwarzweißer Deckfläche ergeben sich keine Unterschiede, nur sind die Tiere sehr unruhig.

4. "Höhlenversuche" mit und ohne Trennwand ergaben, daß helle Tiere schneller und in größerer Zahl in Höhlen gehen und diese entsprechend seltener bzw. häufiger verlassen. Nach 60 min bleibt das Verhältnis der Tiere in zu außer-

halb der Höhle nahezu konstant.

5. Besonders bei Einzelversuchen (ein Tier je Farbklasse) zeigt sich, daß sich photophile Tiere vorwiegend außerhalb, photophobe innerhalb der Höhlen aufhalten. Die indifferenten Tiere weilen etwa gleiche Zeit abwechselnd in Höhle und Freiland.

- 6. Wasserasseln zeigen starke *Thigmotaxis*, die sich oft stärker auswirkt als die Photophobie. So sammeln sich auch photophobe Tiere im Licht unter hellen Glasscheiben an und bleiben unter ihnen, selbst wenn ihnen Schatten geboten wird, ja sie kehren zum Teil aus dem Dunkelfeld unter die Scheiben zurück.
- 7. Die Vermutung, daß für das unterschiedliche lichtoptische Verhalten das Körperpigment (Lichtschutz) verantwortlich ist, wird experimentell unterbaut. Helle Tiere sterben im UV-Licht schneller als dunkle.
- 8. Nebenbefund: Möglicherweise (P < 0.05) ist bei hellen Tieren das weibliche Geschlecht häufiger, bei den schwarzen das männliche.
- 9. Landasseln (Porcellio scaber Latr.) zeigen bei einseitiger Beleuchtung einen möglichen Unterschied zwischen schwarzen und "grauen" (marmorierten) Tieren (schwarze photophiler als graue). Von Oniscus sp. standen nur graue Tiere in größerer Anzahl zur Verfügung. Höhlenversuche ergaben wegen Unruhe der Tiere kein Resultat, doch ist auch hier die Thigmotaxis stärker als die Photophobie.
- 10. Stämme von *Drosophila melanogaster* zeigten charakteristische Unterschiede im Lichtgefälle. Solche mit Körperpigment (e¹¹, se) sind photophiler als hellfarbene (w, y Hw). Stämme mit reduzierten Augen (B) verhalten sich nahezu photophob. Individuen, die 10 Generationen im Dunkeln aufgezogen wurden, zeigten keine Unterschiede im Lichtverhalten gegenüber normal aufgezogenen (vgl. Payne 1911).
- 11. Zusammenfassend folgt, daß die "Fallentheorie" (Ludwig) bei der Entstehung der Höhlentiermerkmale mitwirkt (dunkle Tiere häufiger photophil als helle). Bei Asseln spielt die Thigmotaxis eine zusätzliche Rolle. Wenn, wie man auf Grund der Befunde an *Drosophila* schließen könnte, geringere Facettenzahl schwächere Photophilie bewirkte, ergäbe sich auch für die erbliche Augenverkümmerung der Höhlentiere eine zwanglose Erklärungsmöglichkeit.

Für Anfertigung der Abb. I (farbig und schwarz/weiß) und 15 b sind wir Herrn Inspektor K. Walther, für Zeichnen der Abb. 2, 7, 9, 12—14 Frl. Dr. J. Krywienczyk, für Kontrolle der statistischen Prüfungen Herrn cand. R. Wette zu Dank verpflichtet.

Literatur.

BLISS, C. I., and W. L. STEVENS: The calculation of the time-mortality curve. Ann. Appl. Biol. 24, 815 (1937). — BROWN jr., F. A., and B. V. Hall: The directive influence of light upon *Drosophila melanogaster* Meiß, and some of its eye mutants. J. of exper. Zool. 74, 205 (1936). — Carpenter, F. W.: The reactions of the pomace fly (*Drosophila ampelophila* Loew) to light, gravity and mechanical stimulation. Amer. Naturalist 39, 157 (1905).

Cole, W. H.: Note on the relation between photic stimulus and the rate of locomotion in Drosophila. Science (Lancaster, Pa.) 55, 678 (1922). — DIETRICH, W.: Die lokomotorischen Reaktionen der Landasseln auf Licht und Dunkelheit. Z. Zool. 138, 187 (1931). — FARDON, J. C., M. J. CARROLL and W. A. SULLIVAN: Phototropic response of Drosophila melanogaster and its mutants. Stud. Int. Divi Thomae 1, 117 (1937). Zit. Ber. Biol. 47, 75 (1938). FISHER, R. A., and F. Yates: Statistical tables for biological, agricultural and medical research. London: Oliver & Boyd 1949. — Kapterew, P.: Über den Einfluß der Dunkelheit auf das Daphnienauge. Biol. Zbl. 32, 233 (1912). — Kosswig, C.: Betrachtungen und Experimente über die Entstehung von Höhlentiermerkmalen. Züchter 9, 91 (1937). — Zur Evolution der Höhlentiermerkmale. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Sér. B 9, 285 (1944). Bemerkungen zur degenerativen Evolution (vom genetischen Standpunkt). C. r. Soc. Turque Sci. Phys. Nat. 12, 135 (1945). — Genetische Beiträge zur Präadaptationstheorie. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Sér. B 13, 176 (1948). — LATTIN, G. DE: Untersuchungen an Isopodenaugen. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. 65, 417 (1939). — Ein Farbgen als relativer Geschlechtsrealisator bei Porcellio scaber (Isopoda). Naturwiss. 36, 89 (1949). — Ludwig, W.: Zur evolutorischen Erklärung der Höblentiermerkmale durch Allelelimination. Biol. Zbl. 62, 447 (1942). — Lutz, F. E., and F. K. Richtmyer: The reaction of Drosophila to ultraviolet. Science (Lancaster, Pa.) 55, 519 (1922). — McEWEN, R. S.: The reactions to light and gravity in Drosophila and its mutants. J. of exper. Zool. 25, 49 (1918). — MAERCKS. H.: Sexualbiologische Studien an Asellus aquaticus L. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. 48, 399 (1930). — PAYNE, F.: Forty-nine generations in the dark. Biol. Bull. Mar. Biol. Labor. Wood's Hole 18, 188 (1910). — Drosophila ampelophila Loew bred in the dark for sixty-nine generations. Biol. Bull. Mar. Biol. Labor. Wood's Hole 21, 297 (1911). — Ulrich. H.: Allgemeine Genetik (einschl. Genphysiologie). Genetik und Artbildung. Fortschr. Zool., N.F. 6, 215 (1942).

Prof. Dr. W. Ludwig, Heidelberg, Zoologisches Institut.

Aus dem Botanischen Institut der Universität Freiburg.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE NACHKOMMENSCHAFT VON HETEROZYGOTEN DER GRAMINIFOLIA-KOPPELUNGSGRUPPE VON ANTIRRHINUM MAJUS.

Von

CORNELIA HARTE.

(Eingegangen am 16. Juli 1952.)

A. Einleitung.

In einer Reihe von Untersuchungen wurde von Oehlkers und Mitarbeitern (1935 und später, 1937) festgestellt, daß bei höheren Pflanzen Veränderungen der äußeren Bedingungen, unter denen die Pflanzen während des Ablaufs der Meiosis stehen, einen Einfluß auf die Chiasmenbildung haben. Als einer der wirksamsten Faktoren, der eine sichere Beeinflussung der Chiasmenhäufigkeit gestattet, wurde in den genannten Arbeiten die Temperatur erkannt (Oehlkers 1936; Straub 1936, 1937a, 1937b; HASELWARTER 1937; ZÜRN 1937; vgl. auch HEILBORN 1930; WHITE 1934). Die Chiasmenbildung wird heute allgemein als die zytologische Grundlage des genetischen crossing-over angesehen. In weiteren, sich anschließenden Versuchen (Oehlkers 1940a, 1940b; Ernst 1938, 1939; Harte 1942: LAURITZEN 1944) ließ sich dann zeigen, daß den Veränderungen der Chiasmenhäufigkeit eine Veränderung der crossing-over-Werte parallel geht. Für Antirrhinum sind die von Ernst genauer untersuchten Zusammenhänge derart. daß ein Temperaturschock eine Verminderung, die Einwirkung konstanter Temperatur eine Vermehrung der Chiasmen und des crossing-over zur Folge hat. Die vorliegenden Untersuchungen sollten dazu dienen, das Beweismaterial für diesen geforderten Zusammenhang noch weiter zu vermehren, und zwar vor allem in genetischer Hinsicht. Zu diesem Zweck wurden mehrere Genkombinationen aus der graminifolia-Koppelungsgruppe von Antirrhinum majus einer Prüfung auf ihr crossing-over-Verhalten unterzogen, in Ergänzung der früheren Versuche von Ernst mit der aurea-Gruppe und in Parallele zu den gleichzeitig von Lau-RITZEN durchgeführten Untersuchungen an der eluta-(Unicolor) Gruppe.

B. Material und Methode.

Das Ausgangsmaterial für die Untersuchungen waren Pflanzen der Art Antirrhinum majus, die für verschiedene Gene der graminifolia-Koppelungsgruppe homozygot oder heterozygot waren. Die genetische Konstitution der homozygoten Pflanzen war folgende:

imminuta delila (imm del) meline graminifolia (mel gram) Versuche 1941, Aufzucht 1942, nerlutea delila (nerl del) perlutea delila (perl del) delila caeca (del cae)

Versuche 1942, Aufzucht 1944.

Die Versuche mit den Kombinationen meline loreformis (mel lor), meline imminuta (mel imm). griseofolia graminifolia (gris gram), ergaben so wenig Samen, daß eine Auswertung der Nachkommen nicht erfolgte.

Die Heterozygoten wurden durch Kreuzung dieser Formen mit den entsprechenden Homozygot-Dominanten hergestellt. Bei allen Bastarden lag demnach der Koppelungsfall vor. Alle untersuchten Gene gehören der gram-Koppelungsgruppe an. Die Loci sind über die ganze Gruppe verteilt und begrenzen Strecken verschiedener genetischer Länge. Ihre Lage und genetische Entfernung ist aus der Karte der gram-Koppelungsgruppe (Schick 1935) zu ersehen, die unter Weglassung der hier nicht bearbeiteten Gene im folgenden wiedergegeben ist.

Die Lage von *imm* ist nicht genau bekannt. Die Samen der Ausgangsformen wurden vom KWI für Züchtungsforschung, Erwin Baur-Institut, Müncheberg/Mark, freundlicherweise zur Verfügung gestellt, wofür auch an dieser Stelle bestens gedankt sei. Die Versuche und Aufzuchten der Nachkommen wurden in den Jahren 1941—1944 durchgeführt.

Die Pflanzen wurden einzeln in Töpfen kultiviert, die bis zum Versuchsbeginn im Freiland eingesenkt waren. Die Pflanzen verblieben hier, bis die Knospen so weit ausgebildet waren, daß die erste Blüte die Meiosis begonnen oder bereits durchlaufen hatte, was an der Größe der Knospen angenähert festgestellt werden kann. Dann wurden die Heterozygoten, und zwar sowohl Versuchs- wie Kontrollpflanzen, herausgenommen und nach Beendigung des Versuchs nebeneinander wieder eingesenkt. Einige Tage vor der Öffnung der ersten Blüte wurden dann die Homozygoten zusammen mit den Heterozygoten mit den Töpfen in ein beschattetes kleines Gewächshaus mit großen Drahtfenstern gebracht, um sie vor Fehlbestäubung durch freifliegende Insekten zu schützen. Alle Bestäubungen wurden in diesem Haus durchgeführt, in dem die Pflanzen, in Erde eingesenkt, bis zur Samenreife verblieben.

Die Versuchsanordnung bestand darin, während des Ablaufs der Meiosis die Heterozygoten einer Behandlung auszusetzen, von der bekannt ist, daß die Chiasmenbildung in der Meiosis durch sie herabgesetzt wird, während den genetisch gleichen Kontrollpflanzen unter Normalbedingungen auch eine normale Chiasmenbildung in der Meiosis der PMZ möglich war. Mit dem Pollen der heterozygoten Versuchs- und Kontrollpflanzen wurden kastrierte Blüten der zugehörigen Homozygoten bestäubt. Von jeder behandelten Blüte standen somit eine größere Anzahl von Kapseln (bis zu 20) mit Samen zur Nachzucht zur Verfügung. Diese wurden im folgenden Jahr getrennt ausgesät und der Anteil der Austauschpflanzen unter den Nachkommen bestimmt. Für die Auswertung wurden alle Nummern, die aus dem Pollen der gleichen Blüte stammten, zusammengefaßt.

Die Versuche wurden in den bereits mehrfach beschriebenen Temperaturkammern des Botanischen Instituts in Freiburg durchgeführt. Bei warmem Wetter (Außentemperatur über 200 C) wurden die Pflanzen abends in die Kältekammer von 100 C gebracht. Die mit konstanter Temperatur behandelten Pflanzen verblieben hier mehrere Tage. Nachdem die ersten Versuche gezeigt hatten, daß die Pflanzen nach einer längeren Behandlung die Weiterentwicklung der Knospen einstellen, wurde die Behandlungsdauer auf $2-2^{1}/_{2}$ Tage verkürzt. Danach wurden die Pflanzen ins Freie gestellt. Die Schockpflanzen wurden nach 12 Std in eine 2. Temperaturkammer von 20°C gebracht und in 12stündigem Wechsel umgestellt, so daß, den natürlichen Verhältnissen entsprechend, die tiefere Temperatur nachts einwirkte. Durch Zerstäuben von Wasser wurde für eine gleichmäßige Luftfeuchtigkeit gesorgt, und die Pflanzen wurden täglich mit einer gleichen Menge Wasser gegossen, so daß der Feuchtigkeitsgrad der Erde in den Töpfen möglichst dem der im Freien verbliebenen Kontrollpflanzen entsprach. Die Kammern waren mit einer wassergekühlten 500 W-Lampe beleuchtet. Die Dauer der Behandlung war die gleiche wie für die konstante Temperatur. Sogleich nach Beendigung des Versuchs wurden die Knospen eines Teiles der Pflanzen für die Untersuchung des Bindungsausfalls in der Meisosis fixiert (Alkohol-Eisessig-Eisenkarmin nach Ernst). Die Versuche mit den einzelnen Genkombinationen wurden nicht gleichzeitig durchgeführt. Das Datum des Versuchs ist bei der Beschreibung der einzelnen Gruppen angegeben.

C. Darstellung der Ergebnisse. I. Cytologische Untersuchung.

Bei der cytologischen Untersuchung können bei Antirrhinum die Chromosomen in der Diakenese nicht unterschieden werden. Dadurch wird immer ein Mittelwert des Bindungsausfalls für alle Chromosomen gewonnen, während etwa

Tabelle 1. Endchiasmen in PMZ.

Behandlung der	Anzahl der untersuch-	Bindungen					en	M ± m	$\sigma\pm\mathrm{m}_{\sigma}$
Topfpflanzen	ten Zellen	0	1	2	3	4	5		
Kontrolle Schock 10—20° 2 Tage	100 100	49 23	40 36	9 27	9	4	1	0.64 ± 0.07 1.38 ± 0.11	$0.73 \pm 0.05 \ 1.11 \pm 0.08$
Statistische Sicherung: für M $\frac{\text{Diff}}{\text{m}_{\text{diff}}}$ =5,5;							$ f \ddot{u} r = \frac{Diff}{m_{diff}} = $	= 7,7.	

vorhandene Differenzen zwischen den Chromosomen nicht erfaßt werden können. Für den Vergleich mit dem genetisch festgestellten Ergebnis ist es also gleichgültig, für welche Koppelungsgruppe die cytologisch untersuchten Pflanzen genetische Differenzen aufweisen. Hierbei ist auch zu berücksichtigen, daß bei bekannter Heterozygotie für bestimmte, sich morphologisch ausprägende Faktoren noch nicht gewiß ist, daß alle anderen Chromosomen völlig homozygot für alle auf den physiologischen Zustand der Pflanzen einwirkenden Faktoren sind, so daß auch der Einwand, der genetische Ausgangszustand der für die zytologische und genetische Untersuchung verwendeten Pflanzen sei nicht vergleichbar gewesen, hinfällig ist, da sich diese Feststellung immer nur auf die bekannten Loci beziehen kann. Für diese Versuchsreihe können daher die in der Anordnung gleichartig durchgeführten Versuche von Ernst (1938) und Lauritzen (1944) zum cytologischen Vergleich herangezogen werden. Es wurde jedoch eine Kontrolluntersuchung durchgeführt, um die Gleichartigkeit der Reaktion bei den Versuchen sicherzustellen.

Das Ergebnis dieser cytologischen Beobachtung zeigt, daß die Schockbehandlung eine deutliche Herabsetzung der Häufigkeit der Endchiasmen hervorruft (Tabelle 1).

Die Erhöhung des Bindungsausfalls von M=0.64 je Zelle auf M=1.38 ist mit Diff/ $m_{\rm diff}=5.5$ und P<0.001 gut gesichert. Außer dieser Verschiebung des Mittelwertes ist noch eine andere Veränderung der Verteilung der Zellen auf die Klassen mit verschiedenen Anzahlen geöffneter Bindungen festzustellen. Mit zunehmendem Bindungsausfall wird die Streuung wesentlich vergrößert. Der Anstieg von $\sigma=0.73$ auf $\sigma=1.11$ ist mit Diff/ $m_{\rm diff}=7.7$ und P<0.0001 sehr gut gesichert. Es verschiebt sich bei einer Erhöhung des Bindungsausfalls also nicht nur der Mittelwert, sondern die Wirkung der Behandlung zeigt sich noch viel deutlicher an einer Vergrößerung der Variabilität und damit der Streuung im Versuchsmaterial gegenüber der Kontrolle. Auch unter Versuchsbedingungen treten immer noch Zellen mit sehr hoher Chiasmenfrequenz auf, nur in deutlich geringerer Häufigkeit als bei den normalen Pflanzen, während Zellen mit 4 bis 5 gelösten Bindungen, die im Normalmaterial nicht beobachtet wurden, noch ziemlich häufig vorkommen.

Über die Folgen dieses Ausfalls der Endchiasmen liegen Beobachtungen an späteren Stadien der Meiosis vor. Durch den sehr schnellen Ablauf dieser Vorgänge bei Antirrhinum sind immer nur eine geringe Anzahl von Zellen in der Anaphase I anzutreffen, so daß die Beobachtungen zwar eindeutig sind, sich aber nicht zahlenmaßig belegen lassen. Die Zellen mit geringer Häufigkeit der Endchiasmen in der

Diakinese zeigen als Folge der noch weiter fortschreitenden Terminalisation in der Metaphase I eine erhöhte Häufigkeit der Univalente, wodurch sie besonders anfällig für Verteilungsstörungen in der Anaphase I werden. Ein bedeutender Teil dieser PMZ mit besonders geringer Chiasmenbildung führt daher zur Bildung von nicht lebensfähigen Gonen. Durch diese Selektion zuungunsten der Zellen mit geringer Chiasmenhäufigkeit wird daher in den PMZ, die zur Bildung normaler Gonen führen, die durchschnittliche Chiasmenhäufigkeit weit über derjenigen liegen, die in der Diakinese am Gesamtmaterial ausgezählt wurde. Es ist daher zu erwarten, daß eine Herabsetzung des crossing-over als Folge der verminderten Chiasmenbildung nicht so deutlich wie diese in Erscheinung treten kann.

H. Kreuzungserfolg.

Der Umfang, in dem die Versuche mit den einzelnen Genkombinationen durchgeführt werden konnten, hing im wesentlichen von der Anzahl und dem Entwicklungszustand der rechtzeitig blühenden Homozygoten für die Rückkreuzung ab. Dabei zeigte sich, daß die zuerst in Aussicht genommenen Formen mit Blattmerkmalen, die die Auswertung einer sehr großen Nachkommenschaft durch die Auszählung von Keimlingsmerkmalen gestattet hätten, im allgemeinen auf Grund ihrer genetischen Konstitution einen so schlechten Entwicklungszustand aufwiesen, daß sie nur wenige gute Blüten bildeten, und ein sehr schlechter Samenansatz erzielt wurde, wodurch nur ein geringer Teil der Versuchspflanzen tatsächlich Nachkommenschaften ergab.

Unter diesen Bedingungen war eine Beschränkung bereits bei den Kreuzungen notwendig. Hierbei war folgende Überlegung maßgebend. Bei der vorgenommenen Versuchsanordnung ist zu erwarten, daß die ersten Blüten jeder Infloreszenz den Normalzustand der Chiasmenbildung und des crossing-over vor dem Versuch zeigen. Die nächsten Blüten standen unter dem Einfluß der Versuchsbedingungen, während die jenigen, die zum Zeitpunkt der Versuchsanstellung noch sehr klein waren, sich in den meisten Fällen nicht weiter entwickelten, so daß höchstens 1—2 Blüten nach Versuchsende reduzierten. Jede Infloreszenz mußte demnach in den ersten Blüten ihren eigenen Kontrollwert liefern, während sich eine Beeinflussung des crossing-over in einer Erhöhung oder Erniedrigung des Wertes gegenüber dem Anfangswert anzeigen mußte. Um eine möglichst gute Ausnutzung der wenigen für die Kreuzung vorhandenen Fruchtknoten zu erreichen, empfahl sich also hier eine Ausschaltung der Kontrollpflanzen.

Von den Homozygoten der Konstitution mel imm del, mel lor del und gris imm del standen sehr wenige Pflanzen zur Verfügung, so daß nur die Nachkommen von 2 bzw. 3 Versuchspflanzen gewonnen werden konnten. Für die übrigen Formen waren genügend Homozygoten vorhanden. Der Samenansatz bei allen Kombinationen von 2 Blattfaktoren war sehr gering (Tabelle 2).

Die Blattformfaktoren gram, lor und imm haben hierbei einen wesentlich größeren Einfluß auf die Fertilität als die Farbfaktoren mel und gris. Am

Tabelle 2. Kreuzungserfolg.

Genetische Konstitution der Homozygoten	Zahl der bestäubten Blüten	nicht angesetzt	mit Samen	Kreu- zungs- erfolg in %	Zahl der Pollen- pflan- zen	Homogenität im Ansatz zwischen den Pollenpflanzen Phom
mel lor del mel imm del mel gram gris gram perl del del cae	18 41 52 286 382 340 2599	9 12 14 171 170 149 220	9 29 38 115 212 191 2379	50,0 70,7 73,1 40,2 55,5 56,2 91,5	2 2 3 10 8 8 8 32	$\begin{array}{c} \sim 0.9 \\ \sim 0.9 \\ 0.2-0.1 \\ 0.05-0.02 \\ < 0.001 \\ 0.5-0.3 \\ \text{sehr gut} \end{array}$

stärksten ist dieser bei gram, das neben der Blattform auch die Ausbildung der Blüte und des Griffels beeinflußt, während die imm/imm-Pflanzen eine etwas bessere Fertilität zeigen. Die Stellung der lor/lor-Pflanzen läßt sich wegen der sehr geringen Anzahl der Kreuzungen nicht genau angeben, die Fertilität dürfte aber etwa zwischen den beiden genannten Formen liegen. Bei den perl/perl-Pflanzen, die ebenfalls etwas verkleinerte Blüten haben, ist der Ansatz nur gering. Die del cae/del cae-Pflanzen besitzen demgegenüber eine normale Fertilität mit nur 8.5% Mißerfolgen bei den Kreuzungen, die zum Teil durch Raupenfraß oder Pilzbefall an den heranwachsenden Kapseln eingetreten sind.

Die Homogenität im Samenansatz zwischen den Bestäubungen mit verschiedenen Pollenpflanzen, die mit dem 22-Test geprüft wurde, ist im allgemeinen sehr gut, d. h. daß bei gleicher genetischer Konstitution die verschiedenen als Pollenlieferanten verwendeten Pflanzen sich nicht im Kreuzungserfolg unterscheiden. Nur für gris gram schwankt der Ansatz zwischen den Pflanzen, aber auch zwischen den einzelnen Blüten einer Pflanze sehr stark, von 25-70% der bestäubten Blüten, ohne daß ein Zusammenhang mit der Vorbehandlung der Pollenptlanzen erkennbar wäre. Für del cae läßt sich die Homogenität nicht zahlenmäßig ausdrücken, weil durch den hohen Fertilitätsgrad die Erwartungswerte der Klasse "nicht angesetzt" für die Berechnung des γ^2 zu gering sind. Die Zahlen lassen aber erkennen, daß keine sehr großen Abweichungen vom Mittelwert auftreten.

III. Beschreibung der Versuche.

a) imminuta delila.

Es wurden 2 Versuche durchgeführt, von denen je 1 Pflanze zum Kreuzen verwendet wurde. Die Versuchspflanzen zeigten eine gut entwickelte Infloreszenz.

Versuche. 1. 100 konstant vom 26. 7. 10 Uhr bis 28. 7. 10 Uhr. Kreuzungen vom 8. 8. bis 16. 8., Pflanze A 23/2 mit 7 Blüten.

2. Schock 10-200 vom 28.7.20 Uhr in 100 bis 30.7.20 Uhr, aus 200 ins Freiland, dazwischen alle 12 Std umgestellt. Kreuzungen vom 11. 8.—20. 8. Pflanze A 23/7 mit 6 Blüten, von denen die 2. keine reifen Kapseln ergab, so daß 5 Nachkommenschaften geprüft werden konnten. Durch den schlechten Samenansatz und die hohe Sterblichkeit der imm-Keimlinge ist die Individuenzahl für die Einzelblüten sehr gering.

Die Austauschwerte schwanken bei beiden Pflanzen ziemlich stark (Tabelle 3). Der Mittelwert des gesamten Versuchs ist 36,8 ± 1,8%. Bei der mit konstanter Temperatur

Konstant 100 Schock 10-20° Versuch Pflanze Nr. 2 Pflanze Nr. 7 crossing-over Individuenzahl crossing-over Individuenzahl Blüte a 35 31,4 100 37,0 b 69 30,4 c 52 38.5 42 42.9 d 69 40,6 51 33,3 e 149 40.9 29 31.0 f 23 30,4 42 35,7 38 34,2 Σ 435 37,0 96 36,4 Phom (cross-0,7-0,5 over: non-cross-over)

0,9--0,8

Tabelle 3. Crossing-over auf der Strecke imm-del.

behandelten Pflanze ist der Austauschwert in der 1. und 2. Blüte sehr gering. Er steigt dann um $10\,^{\circ}$ an und sinkt zum Schluß wieder ab, mit geringem Endanstieg. Die niedrigen Werte können als Schockwirkung des Temperaturwechsels bei Beginn und Ende des Versuchs gedeutet werden. Alle Differenzen der crossing-over-Werte zwischen den Blüten dieser Pflanze liegen aber mit $P_{\text{hom}}=0,7-0.5$ im Bereich des Zufälligen. Die Pflanze 7 zeigt von einem hohen Anfangswert in der 1. und 2. Blüte aus ein starkes Absinken, wie es bei Schockbehandlung erwartet wird, aber auch hier gehen die Abweichungen vom gemeinsamen Mittelwert nicht über das hinaus, was auch als zufällige Differenzen möglich ist ($P_{\text{hom}}=0,9-0,8$). Wenn alle Nachkommen jeder Pflanze zusammengefaßt werden, und diese beiden Gruppen verglichen werden, ergibt sich eine sehr gute Übereinstimmung zwischen ihnen ($P_{\text{hom}}=0,98$ bis 0,95). Beide Pflanzen unterscheiden sich also nicht im durchschnittlichen Niveau des erossing-over.

Bei diesem Versuch liegen die gefundenen Schwankungen der Austauschwerte zwar in der erwarteten Richtung, aber statistisch gesicherte Differenzen im crossing-over zwischen einzelnen Blüten oder ganzen Pflanzen verschiedener Versuche lassen sich nicht nachweisen.

b) graminifolia meline.

Mit Heterozygoten dieser Kombination wurden 2 Versuche durchgeführt, mit 10° konstanter Temperatur und mit Temperaturschock 10—20°. Für die Kreuzung konnten wegen der schwachen Ausbildung der Homozygoten nur 1 Pflanze des Konstantversuchs und 3 des Schockversuchs verwendet werden. Die Differenzen in den Austauschwerten zwischen den Blüten jeder einzelnen Infloreszenz und zwischen dem Gesamtergebnis der 4 Pflanzen sind mit ziemlich hohen P-Werten als zufällig anzusehen. Der An- und Abstieg der Werte ist völlig regellos und bestätigt hiermit den Eindruck der ungeregelten Schwankungen (Tabelle 4).

Der Mittelwert des crossing-over ist $21.8 \pm 1.0\%$. Durchführung des Versuchs: Konstant 20° vom 26.7. 10 Uhr bis 28.7. 10 Uhr. Schock $10-20^{\circ}$ vom 28.7. 20 Uhr in 10° bis 30.7. 10 Uhr, aus 20° ins Freiland. Kreuzungen vom 11.8.-19.8.

c) perlutea delila.

Von 2 Versuchen mit je 5 Pflanzen (konstant 10° und Schock 10—20°) wurden alle zum Kreuzen verwendet. Der Samenertrag war jedoch nur von 8 Individuen so groß, daß eine Aufzucht lohnend erschien. Die Ausfälle der sehr empfindlichen perl-Pflanzen während der Aufzucht sind in den einzelnen Saatnummern verschieden. Hierdurch werden die Ergebnisse alle stark inhomogen. Wenn für den Vergleich jedoch ausschließlich die normalblättrigen Pflanzen herangezogen werden, die auch nur für die Berechnung des crossing-over verwendet werden können, sind die Differenzen der Austauschwerte der Blüten jeder Infloreszenz und

	Tabelle 4. Crossir	ig-over auf der Str	ecke gram-mel.							
Versuch	Pflanze Nr.									
Versuch	. 5	6	7	10						
Blüte a	18,2±—		26,5+3,8	21.8 + 5.6						
b		20.1 + 4.5	20.0 ± 8.0	25.0 ± 4.6						
e	13,6+4,5	22,2		28,6 + 3,1						
d	$19,3 \pm 5,2$	$24,2\pm7,5$	$12,5 \pm 8,3$	$15,9\pm 2,9$						
е		$26,1\pm4,7$	$21,3\pm2,7$							
f		$21,9 \pm 3,6$		depresent						
g		$29,1 \pm 3,5$	<u> </u>							
P _{hom} Gesamtzahl der	0,5—0,3	0,7—0,5	0,5-0,3	0,5—0,3						
Nachkommen Durchschnittlicher	128	529	398	513						
cross-over-Wert	$16,4\pm3,3$	$25,1\pm1,9$	$22,6 \pm 2,1$	$19,1\pm1,7$						

Tabelle 4. Crossing-over auf der Strecke gram-mel.

 P_{hom} zwischen den Pflanzen: 0,2=0,1.

Tabelle 5. Crossing-over auf der Strecke perl-del.

zwischen den Gesamtresultaten der Pflanzen nicht gesichert. Die Verteilung der Schwankungen ist aber hier derart, daß die niedrigen Austauschwerte den Blüten entsprechen, die während der Meiosis vom Temperaturschock betroffen wurden (Tabelle 5).

Die Pflanzen des Versuchs mit konstanter Temperatur zeigen im allgemeinen hohe Austauschwerte mit einzelnen sehr niedrigen dazwischen, die dem Anfangs- und Endschock des Versuchs zuzuordnen sind. Die 5 Pflanzen des Schockversuchs zeigen dagegen von hohen Anfangswerten aus eine absinkende Tendenz des crossing-over. Auch hier gilt das gleiche wie für den Versuch imm del: Die Differenzen sind zwar nicht statistisch sichern, die Abweichungen liegen aber in der erwarteten Richtung. Der Mittelwert des crossing-over ist $38.6 \pm 0.8\%$.

Durchführung des Versuchs: konstant 10° vom 25. 7. 9 Uhr bis 28. 7. 10 Uhr. Schock 10°—20° vom 28. 7. 20 Uhr in 10° bis 30. 7. 20 Uhr, aus 20° ins Freie.

d) delila caeca.

Von dieser Kombination steht ein umfangreiches Material zur Verfügung. Für die Kreuzungen wurden eine große Anzahl von Versuchspflanzen benutzt, aufgezogen wurden jedoch nur diejenigen, von denen die meisten Blüten Nachkommen ergeben hatten, nämlich 2 Kontrollpflanzen mit je 6 Blüten und 7 Pflanzen, die mit konstanter Temperatur behandelt waren, davon 2 mit 6, 3 mit 7 und

je 1 mit 8 und 11 Blüten. Die Durchführung der Versuche erfolgte 1942, die Aufzucht der Nachkommenschaften 1944.

Versuch	Nr. der Pflanzen	Kreuzung
Kontrolle	21	16. 7.—18. 7.
10° konstant	33	10.8.
16. 6. 7 Uhr bis 19. 6. 9 Uhr 2. 7. 18 Uhr bis 6. 7. 18 Uhr	9 und 13 23, 24, 26, 27	3.7.— 7.7.
6. 7. 18 Uhr bis 10. 7. 18 Uhr	31	18.727.7. $27.71.8.$

1. Untersuchung der Homogenität des Materials. Mit dem Pollen jeder Versuchsblüte wurden ziemlich viele kastrierte Blüten bestäubt (4—20), die fast alle Samenkapseln ergaben. Als erstes ist daher zu untersuchen, ob sich zwischen den Aufzuchten aus den einzelnen Kapseln Differenzen ergeben, die auf eine unterschiedliche Zusammensetzung des Pollens in den Proben, die für die Bestäubung einer einzelnen Blüte genommen wurden, schließen lassen. In allen Fällen ergaben sich bei der Prüfung mit Hilfe des χ^2 -Testes P-Werte, die auf völlige Homogenität hindeuten (Tabelle 6).

Die P-Werte verteilen sich gleichmäßig auf die ganze Skala (Tabelle 10, Zeile 1a), wobei keiner über 0,98 oder unter 0,01 fällt. Dies Vorliegen einer normalen Verteilung läßt den Schluß zu, daß auch die 6 Fälle mit einem P zwischen 0,1 und 0,01 als zufällige Minusvarianten gewertet werden müssen, die in dieser Häufigkeit bei dem gegebenen Umfang des Materials durchaus zu erwarten sind. Die verschiedenen Antheren einer Blüte liefern also ein gleichmäßiges Pollenmaterial. Bei dieser Prüfung werden 3 Faktoren gleichzeitig erfaßt: die Spaltungen del:+del, cae:+cae und das crossing-over zwischen beiden Loci. Die Feststellung einer Homogenität der Spaltungen bedeutet also, daß sich die Antheren einer Blüte in allen 3 Faktoren nicht voneinander unterscheiden, und auch die zur Kreuzung verwendete Mutterpflanze keinen Einfluß hat. Die Zusammenfassung der Nachkommen aus allen Kapseln, die aus der Bestäubung mit Pollen einer Blüte stammen, ist daher gerechtfertigt. Hierdurch steht für jede Blüte der Versuchspflanzen eine sehr große Zahl von Nachkommen zur Verfügung, die in Tabelle 6 angegeben ist.

Die nächste Frage ist, ob die Nachkommenschaften der einzelnen Blüten einer Pflanze untereinander einheitlich sind, oder ob sich hier Differenzen aufweisen lassen. Die für jede Pflanze durchgeführte Prüfung der Homogenität der Gesamtspaltung zwischen den Blüten ergab mit dem χ^2 -Test in den meisten Fällen P-Werte zwischen 0,02 und 0,5 (Tabelle 4, Zeile 1); nur bei Pflanze 27 ergibt sich P_{hom} = 0.01-0.001. Die Abweichungen könnten danach noch im Bereich des Zufälligen liegen. Der in Tabelle 10 durchgeführte Vergleich der Verteilung der P-Werte bei Untersuchung der Homogenität zwischen den Blüten (Zeile 2a) und derjenigen, die für die Homogenität innerhalb der Blüten gefunden wurden (Zeile 1a), zeigt aber doch eine deutliche Differenz zwischen beiden Gruppen, indem bei der ersteren die P-Werte im Durchschnitt niedriger liegen. Wenn auch die einzelnen P-Werte keine Anhaltspunkte für gesicherte Differenzen zwischen den Blüten einer Pflanze liefern, so ist die Gesamtverteilung, bei der von 9 Werten keiner über 0,5 liegt, während 4--5 in dieser Gruppe erwartet werden, doch nicht mehr als zufällig anzusehen. Durch die Zusammenfassung der Nachkommen aus den verschiedenen Blüten einer Pflanze ist das Material

			Ko	ntrolle								
Versuch		Pflanze Nr.										
		21		33								
Blüte a b c d e f g h	650 742 334 417	$38,27 \pm 1,56$ $35,22 \pm 1,66$ $37,69 \pm 1,90$ $34,91 \pm 1,75$ $35,02 \pm 2,61$ $31,18 \pm 2,27$	0,5—0,4 0,5—0,4 0,7—0,6 0,3—0,2 0,9—0,8 0,4—0,3	688 568 501 626 951 440	$ \begin{vmatrix} 37,94\pm1,99\\ 32,04\pm1,96\\ 41,92\pm2,20\\ 38,81\pm1,95\\ 39,22\pm1,58\\ 35,45\pm2,28\\ &\\ &\\ &\\ &\\ &$	0,98—0,95 0,95—0,90 0,4—0,3 0,8—0,7 0,9—0,8 0,8—0,7						
l K			_			_						
~	3947	35.88 ± 0.76		3774	37,78+0,79							

			konsta	ant 10°								
Versuch		Pflanze Nr.										
		23		24								
Blüte a	-			784	36,6 + 1,7	0,7-0,6						
b	647	$39,6 \pm 1,9$	0,7-0,6	972	$37,2 \pm 1,6$	0,3-0,2						
0	732	$37,1 \pm 1,8$	0,4-0,3	899	$38,7 \pm 1,6$	0,9-0,8						
d	303	$33,9 \pm 2,7$	0,7—0,6	546	$40,3 \pm 2,1$	0,8-0,7						
θ	528	$35,0 \pm 2,1$	0,50,4	397	$35,5 \pm 2,4$	0,2-0,1						
£	745	$36,9 \pm 1,8$	0,5-0,4	715	$35,1 \pm 1,8$	0,2-0,1						
g	817	$40,3 \pm 1,7$	0,40,3	914	$40,6 \pm 1,6$	0,95-0,90						
h	800	$36,6\pm1,7$	0,98-0,95		O-MANUEL STATE OF THE STATE OF	*****						
ì		Normana,			-							
k		-	·									
1		-	`	-								
<u>v</u>	4572	$37,5\pm0,7$		5227	37,9+0,7							

also uneinheitlicher geworden, und es kann geschlossen werden, daß der Faktor "verschiedene Blüten einer Pflanze" tatsächlich als Variationsursache wirksam ist.

Wie bereits dargelegt wurde, werden bei der Berechnung des Gesamt- χ^2 3 Teile erfaßt, so daß eine nähere Prüfung ergeben muß, welcher von diesen für die Inhomogenität verantwortlich ist. In Tabelle 6—10 ist das Ergebnis der hierzu durchgeführten Berechnungen dargestellt. Die 4 Klassen in der Nachkommenschaft jeder Blüte wurden nacheinander nach 3 Gesichtspunkten zusammengefaßt. Einmal wurden die del-Pflanzen den $+^{del}$ gegenübergestellt, dann in gleicher Weise cae und $+^{cae}$ und schließlich die Pflanzen, die den Elternkombinationen der untersuchten Gene entsprechen, und die crossing-over-Individuen. In allen 3 Gruppen wurde für jede Pflanze gesondert der χ^2 -Test durchgeführt, und zwar für die beiden ersten Gruppen als χ^2 -Zerlegung in bezug auf Übereinstimmung der Spaltung mit der Erwartung 1:1 und Homogenität der Spaltung in den einzelnen Blüten, und für die letzte Gruppe als Homogenitätstest zur Prüfung der Abweichungen zwischen den einzelnen Blüten. Tabelle 9

auf der Strecke del-cae.

Blüten und P für Gesamthomogenität innerhalb der Aufzuchten aus Bestäubungen mit einer Blüte.

		konst	ant 10°									
	Pflanze Nr.											
	9		-	13								
330 734 881 759 949 653 —	$\begin{array}{c} 38,79\pm2,68\\ 36,92\pm1,78\\ 36,89\pm1,63\\ 41,50\pm1,79\\ 40,89\pm1,59\\ 38,44\pm1,90\\ \\$	0,2—0,1 0,8—0,7 0,9—0,8 0,05—0,02 0,02—0,01 0,5—0,4	947 1211 633 1099 840 644	35.4 ± 1.6 37.7 ± 1.4 39.8 ± 1.9 38.4 ± 1.5 41.1 ± 1.7 41.8 ± 1.9	0,4—0,3 0,4—0,3 0,9—0,8 0,7—0,6 0,2—0,1 0,05—0,02							

konstant 10°										
Pflanze Nr.										
26			31							
$ \begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	0,3—0,2 0,7—0,6 0,7—0,6 0,7—0,6 0,8—0,7 0,9—0,8	529 783 410 326 654 905 939 —	$\begin{array}{c} 37,2\pm2,1\\ 39,1\pm1,7\\ 39,3\pm2,4\\ 36,2\pm2,7\\ 39,1\pm1,9\\ 32,5\pm1,6\\ 39,8\pm1,6\\ \\ -\\ -\\ -\\ -\\ -\\ -\\ -\\ -\\ -\\ -\\ -\\ -\\ $	0,2—0,1 0,3—0,2 0,98—0,95 0,1—0,05 0,1—0,05 0,6—0,5 0,6—0,5 ———————————————————————————————————	930 319 817 572 812 836 548 769 664 470 522	$\begin{array}{c} 40,0\pm1,6\\ 40,8\pm2,8\\ 38,3\pm1,7\\ 39,7\pm2,0\\ 36,5\pm1,7\\ 37,3\pm1,7\\ 37,2\pm1,0\\ 36,3\pm1,7\\ 32,7\pm1,8\\ 37,2\pm2,2\\ 40,2\pm2,1 \end{array}$	$\begin{array}{c} 0,8 - 0,7 \\ 0,5 - 0,4 \\ 0,98 - 0,95 \\ 0,95 - 0,90 \\ 0,5 - 0,4 \\ 0,6 - 0,5 \\ 0,2 - 0,1 \\ 0,4 - 0,3 \\ 0,7 - 0,6 \\ 0,9 - 0,8 \\ 0,05 - 0,02 \end{array}$			

zeigt das Ergebnis dieser 4 Homogenitätsprüfungen. Für die Spaltung $del|+^{del}$ ist die Homogenität im allgemeinen gut (Zeile 2). Die Nachkommenschaften der einzelnen Blüten unterscheiden sich kaum im Verhältnis der beiden Phänotypen. Die Unterschiede zwischen den Pflanzen im Spaltungsverhältnis $del|+^{del}$ können mit P=0.05-0.02 gerade noch als zufällig angesehen werden.

Für die Spaltung cae/+cae ist dies jedoch anders (Tabelle 9, Zeile 3). 3 Gruppen, nämlich die Pflanzen 23, 24 und 26, zeigen eine deutliche Inhomogenität mit P-Werten zwischen 0,01 und 0,001, während für die übrigen mit Ausnahme von Pflanze 21 die P-Werte ziemlich niedrig liegen, wenn auch auf Grund dieser Zahlen die Schwankungen zwischen den einzelnen Blüten der Pflanzen noch als zufallsbedingt angesehen werden können. Die Differenzen im Spaltungsverhältnis cae:+cae zwischen den Summen der einzelnen Pflanzen sind mit P <0,001 dagegen gesichert nicht mehr zufällig. Das Verhältnis, in dem Pflanzen des Phänotyps cae und +cae auftreten, ist also zwischen den einzelnen Blüten und zwischen den Pflanzen nicht gleich, sondern zeigt Schwankungen, die größer sind, als zufällig auftreten dürften.

 ${\bf Tabelle~7.~~Spaltung}$ Anteil der $caeca\text{-}{\bf Pflanzen}$ in % der Gesamtzahl und P-Werte für die Übereinstimmung

		Ko	ntrolle			konstan	t 10°		
				Pflan	ze Nr.				
Versuch		21		33		9	13		
	%cae	P	%cae	P	%cae P		%cae	P	
Blüte a b c d e	51,6 52,1 52,5 51,1 52,4 50,8	0,4—0,3 0,3—0,2 0,3—0,2 0,6—0,5 0,5—0,4 0,8—0,7	55,2 58,1 49,7 56,4 55,6 55,2	$ \begin{vmatrix} 0.01 - 0.001 \\ < 0.001 \\ 0.9 - 0.8 \\ 0.01 - 0.001 \\ < 0.001 \\ 0.05 - 0.02 \end{vmatrix} $	51,5 51,1 54,4 52,9 54,8 50,4	0,6—0,5 0,6—0,5 0,01—0,001 0,2—0,1 0,01—0,001 0,9—0,8	53,0 55,7 53,4 52,6 51,0 50,0	$\begin{array}{c} 0,1 - 0,05 \\ < 0,001 \\ 0,1 - 0,05 \\ 0,1 - 0,05 \\ 0,6 - 0,5 \\ 1 \end{array}$	
g h	_	. —	_		_		_	— —	
1 . k I			——————————————————————————————————————					_	
Σ	51,4	0,1-0,05	55,2	< 0,001	52,9	< 0,001	52,9	< 0,001	

Die Untersuchung der Spaltung Elternkombinationen: Austauschkombinationen ergibt für alle Pflanzen P-Werte, die jeder für sich noch als zufällig angesehen werden können (Zeile 4). Die Unterschiede im Niveau des crossingover zwischen den einzelnen Pflanzen könnten gerade noch zufällig sein mit P=0.05-0.02. Der Vergleich der P-Werte für die Homogenität innerhalb der Blüten einerseits (Tabelle 6), für die Homogenität des crossing-over zwischen den Blüten andererseits zeigt aber deutlich, daß die Übereinstimmung geringer geworden ist (Tabelle 9, Zeile 4). Die Differenzen zwischen dem crossing-over in verschiedenen Blüten sind also größer als zwischen verschiedenen Pollenproben der gleichen Blüte.

Da für alle 3 Fälle, nämlich die Spaltung del. cae und das crossing-over, nicht nur Einzelwerte, sondern 9 Gruppen, nämlich die verschiedenen Pflanzen, vor-

Tabelle 8. Spaltung Anteil der delila-Pflanzen in % der Gesamtzahl und P-Werte

		Kont	rolle			konsta	nt 10°						
Versuch				Pflanz	Pflanze Nr.								
versuch	,	21	33			9	13						
	% del	P	% del	P	% del	P	% del	P					
Blüte a b c d e f g h i k l	51,9 53,5 53,8 48,2 49,7 52,8 ————————————————————————————————————	0,3—0,2 0,05—0,02 0,05 -0,02 0,4—0,3 0,95—0,90 0,3—0,2 — —	50,3 53,9 49,7 51,1 52,2 50,2	0,9—0,8 0,1—0,05 0,9—0,8 0,6—0,5 0,2—0,1 0,95—0,90 —	47,9 51,8 50,9 52,0 53,6 52,4	0,5—0,4 0,4—0,3 0,7—0,6 0,3—0,2 0,05—0,02 0,3—0,2	50,2 52,3 50,6 51,0 48,0 52,3	0,95—0,90 0,2—0,1 0,8—0,7 0,6—0,5 0,3—0,2 0,3—0,2					
Σ	51,8	0,050,02	51,4	0,1-0,05	51,8	0,02-0,01	50,8	0,3-0,2					

cae/+cae. mit einer 1:1-Spaltung (für Zahl der Pflanzen s. Tabelle 6).

				k	constant 10°					
	Pflanze Nr.									
	23		24	26	_	27		31		
%cae	P	° cae	Р	° cae	Р	° cae	P	% cae	P	
	_	52,8	0,2-0,1	50,8	0,8-0,7	52,2	0,4-0,3	55,5	<0,001	
52,6	0.2-0.1	50,5	0,8-0,7	50,0	1	49,0	0,6-0,5	54,4	0,20,1	
51.6	0,4-0,3	52,1	0,3-0,2	51,7	0,40,3	52,4	0,40,3	58,4	< 0,001	
50,8	0,8-0,7	55,9	0,01-0,001	52,5	0,3-0,2	51,8	0,6-0,5	56,1	0,01-0,00	
53,4	0,2-0,1	53,9	0,2-0,1	51,2	0,6-0,5	55,5	0,010,001	55,9	< 0,001	
53,0	0,1-0,05	56,8	< 0,001	53,4	0,10,05	59,7	< 0,001	55,3	0,01-0,00	
60,1	< 0,001	52,1	0,3-0,2	56,2	< 0,001	53,4	0,050,02	58,6	< 0,001	
55,9	< 0,001		_	58,2	<0,001			54,7	0,01-0,00	
_			to Arquetta		 .			60,4	< 0,001	
;	_	—		-	<u>—</u> :	_	_	57,9	< 0,001	
							<u> </u>	58,4	< 0,001	
54,3	< 0.001	53.1	< 0,001	53,3	<0,001	53,9	< 0,001	56,8	<0,001	

liegen, genügt für eine Beurteilung der Homogenität nicht die Betrachtung der einzelnen P-Werte, sondern es ist die Lage aller Werte in der Gesamtskala heranzuziehen (Tabelle 10, Zeile 2a—d). Hier zeigt sich nun, daß zumindest für die Gesamtprüfung, für die Einzelspaltung cae: + cae und das crossing-over die Verteilung aller P-Werte nicht normal ist, sondern es findet sich eine Häufung bei den niedrigen Werten, die in dieser Form kaum mehr als zufällig angesehen werden kann. Hieraus ergibt sich aber der Schluß, daß eine Inhomogenität des Gesamtmaterials vorliegt, für die Differenzen zwischen den einzelnen Blüten im Spaltungsverhältnis cae/+ cae und im crossing-over verantwortlich sind.

2. Das crossing-over auf der Strecke del-cae. Der erste und in diesem Rahmen zunächst der wichtigste Faktor, der für die Unterschiede zwischen den Nachkommenschaften der einzelnen Blüten verantwortlich zu machen ist, ist das

del/+del. für die Übereinstimmung mit einer 1:1-Spaltung.

49,7 0,9 50,2 0,9 52,5 0,3 52,9 0,2	P	% del	24		nze Nr. 				
53,8 0,1 49,7 0,9 50,2 0,95 52,5 0,3 52,9 0,2	P	0/ dol			20		27		31
49,7 0,9 50,2 0,9 52,5 0,3 52,9 0,2		% dei	P	% del	Р	% del	Р	% del	P
		53,2 49,1 51,2 48,2 52,6 53,3 48,7	0,1—0,05 0,6—0,5 0,5—0,4 0,4—0,3 0,3—0,2 0,1—0,05 0,5—0,4 —	49,2 50,4 50,4 52,3 53,3 51,1 51,7 51,3	0,7 0,9-0,8 0,9-0,8 0,3-0,2 0,1-0,05 0,6-0,5 0,4-0,3 0,5-0,4	48,2 46,0 48,8 48,8 49,1 52,8 50,6	0,5—0,4 0,2—0,1 0,7—0,6 0,7—0,6 0,7—0,6 0,1—0,05 0,8—0,7	55,3 54,2 53,9 50,3 50,7 51,7 50,9 51,5 56,6 51,7 55,7	$\begin{array}{c} 0,01-0,001\\ 0,2-0,1\\ 0,05-0,02\\ 0,9-0,8\\ 0,7-0,6\\ 0,4-0,3\\ 0,7-0,6\\ 0,5-0,4\\ <0,001\\ 0,5-0,4\\ 0,01-0,001\\ <0,001\\ \end{array}$

crossing-over, das also einer näheren Betrachtung zu unterziehen ist. Der Mittelwert des crossing-over auf der Strecke del-cae ist im ganzen Versuch $37.7 \pm 0.2\%$. Die Prüfung der Homogenität zwischen den Pflanzen ergab aber keine Übereinstimmung, so daß eine Zusammenfassung nicht gerechtfertigt ist. Der geringe mittlere Fehler von $\pm 0.2\%$ ist aus diesem Grund kein exaktes Maß mehr für die Zuverlässigkeit dieses aus heterogenem Material gewonnenen Mittelwertes, der also trotz des großen Versuchsumfangs nicht als "wahrer Wert" des Austausches auf der Strecke del-cae gewertet werden darf.

Nachdem aber nachgewiesen ist, daß für die Unterschiede im crossing-over zwischen den Blüten ein systematischer Faktor verantwortlich ist, fragt es sich, ob dieser in einen Zusammenhang mit den Versuchsbedingungen gebracht werden kann. In Tabelle 7 sind die Austauschwerte für jede Blüte angegeben. Zum Vergleich sind zunächst die Kontrollpflanzen Nr. 21 und 33 heranzuziehen. Beide zeigen zwar Schwankungen in der Häufigkeit des crossing-over zwischen den Blüten, die ihrer Größe nach zufällig sind, aber es ist eine bestimmte Richtung in diesen Differenzen zu erkennen. Die ersten Blüten haben durchschnittlich höhere Austauschwerte als die letzten, von dem sehr niedrigen Wert der Blüte b bei Pflanze 33 abgesehen. Pflanze 31, die erst ziemlich spät behandelt wurde, und zu Beginn des Versuchs bereits große Knospen hatte, ist für diese Deutung besonders wichtig. In den ersten 8 Blüten, die vor Beginn des Versuchs reduzierten und daher als Kontrollwerte angesehen werden können, zeigt sie das allmähliche Absinken des crossing-over, wie es bei den Kontrollpflanzen gefunden wurde. Der Regressionskoeffizient von -0,8 ist mit P <0,001 sehr gut gesichert. Obgleich die Größe der Differenzen hier zufällig sein könnte, ist doch die Richtung, in der sie aufeinander folgen, nicht mehr als zufällig zu bezeichnen.

Diese Tendenz der Verringerung der Austauschwerte bei steigender Rangnummer der Blüte ist nun bei den Versuchspflanzen nicht wiederzufinden, im Gegenteil liegen die Endwerte meist ziemlich hoch. Als Beispiel sei die Pflanze 13 angegeben. Diese wurde zeitig behandelt, so daß der Schock des Versuchsbeginns etwa die erste Blüte kurz vor der Meiosis getroffen hat. Der Regressionskoeffizient ist mit $b_{ux} = +1.17$ und P<0.001 gut gesichert, so daß der Anstieg der Austauschwerte von der ersten zur letzten Blüte nicht zufällig sein kann. Auch bei den übrigen Versuchspflanzen ist dieser Anstieg überall deutlich. Bei allen Versuchspflanzen finden sich in den letzten Blüten erossing-over-Werte, die den Anfangswerten gleich sind oder sogar einen Anstieg zeigen. Da nun alle Pflanzen die Blüten, die beim Einbringen in die Kältekammer noch sehr klein waren, nicht mehr zur Entwicklung brachten, entsprechen die letzten Blüten den Knospen, die in der konstanten Temperatur reduziert hatten. Je nach der Reaktion der Pflanze wurde dann die Blüte, die während der Meiosis den Endschock erhalten hatte, und eventuell auch die folgende noch zur Entfaltung gebracht oder bereits ebenfalls gehemmt, so daß der Endabfall, der am Versuchsende zu erwarten ist, nicht bei allen Pflanzen gefunden wurde. Die einzelnen Pflanzen unterscheiden sich etwas in der Lage des Anstiegspunktes, der manchmal auf die ersten, in anderen Fällen auf spätere Blüten der Infloreszenz fällt, je nachdem, ob die Pflanzen zu Beginn der Behandlung bereits in einigen Knospen reduziert hatten oder nicht. Bei einigen Pflanzen, die sich gerade während der Behandlung anscheinend sehr langsam entwickelt hatten, ist auch noch ein zweiter Abfall in der letzten oder vorletzten Knospe festzustellen, der dem Versuchsende entspricht. Bei Pflanze 31 erfolgte der erste Abfall erst in der 9. Knospe. Hier zeigt sich plötzlich eine sehr große Differenz zu einem extrem niedrigen Wert, dem dann ein Anstieg auf die Höhe des Anfangswertes folgt. Der Abfall in der 9. Blüte kann als Schockwirkung des Versuchsbeginns gedeutet werden, der Anstieg danach als Ergebnis der Einwirkung der konstanten Temperatur. Der Endschock ist nicht mehr erfaßt, da die letzten Blüten der Infloreszenz verkümmerten. Wenn also die Schwankungen des crossing-over bei Kontrollen und Versuchspflanzen im allgemeinen etwa gleich groß sind, so ist doch die Verteilung der Werte auf die einzelnen Blüten sehr verschiedenartig, so daß hier ein echter Unterschied zwischen beiden Gruppen vorliegt.

Zusammenfassend läßt sich über den Austausch auf der Strecke del-cae sagen: die Größe der Differenzen in den crossing-over-Werten ist derart, daß sie noch als zufällig angesehen werden könnten. Der Vergleich der Variabilität innerhalb der Nachkommenschaftsgruppen einer Blüte und zwischen den Blüten zeigt aber, daß für die Unterschiede zwischen den Austauschwerten der Blüten ein zusätzlicher Faktor wirksam ist. Die Richtung der Differenzen zeigt deutlich den Unterschied zwischen Versuchsund Kontrollpflanzen, wobei die Richtung der Abweichungen mit der Erwartung bei Einwirkung eines Temperaturschocks mit nachfolgender Konstanz der Außentemperatur übereinstimmt. Danach ist die Annahme berechtigt, daß die gefundenen Differenzen tatsächliche Unterschiede in der Häufigkeit des crossing-over anzeigen.

3. Die Spaltung cae: + cae. Wie die Aufstellung der P-Werte in Tabelle 9 und 10 zeigt, sind die Unterschiede im crossing-over nicht die einzige Ursache für die Inhomogenität des Materials. Die Spaltung für beide beteiligten Faktoren del und cae ist nicht bei allen Pflanzen und in allen Blüten gleichartig. Dies ist überraschend, da beide Eigenschaften monogen bedingt sind und eine klare 1:1-Spaltung

Tabelle 9. Prüfung der Homogenität zwischen den Blüten jeder Pflanze (P-Werte für x²-Test)

aufweisen müßten. Die χ^2 -Zerlegung für den Vergleich zwischen den Pflanzen zeigt deutlich, daß für beide Faktoren eine eindeutige Abweichung von der Erwartung 1:1 besteht, und zwar ist ein Überschuß der Rezessiven zu verzeichnen (Tabelle 11). Es fragt sich, wodurch diese Abweichung von dem Zahlenverhältnis, das bei einer unifaktoriellen Spaltung erwartet wird, zustande kommt. An der genetischen Grundlage der beiden Merkmale kann nach den vielen darüber vorliegenden Untersuchungen nicht gezweifelt werden, und eine variable Manifestation beider Merkmale wurde bisher noch von keinem Untersucher festgestellt und auch bei den Homozygoten nicht beobachtet, so daß diese als Ursache der Abweichung ausgeschlossen werden kann.

In der Gesamtspaltung fällt auf, daß bei den Elternkombinationen del cae viel häufiger auftritt als $+\frac{del}{dee}$. Der zunächst auftretende Verdacht, daß Fehler bei der Rückkreuzung auf die Doppeltrezessiven vorgekommen sind, kann leicht widerlegt werden. Es ist einmal völlig unwahrscheinlich, daß ein solcher Fehler in genau dem gleichen Ausmaß sich bei allen Narben, die mit dem Pollen einer Blüte bestäubt wurden, wiederholte, denn Fehler bei nur einzelnen Narben sind durch die nachgewiesene und bereits besprochene völlige Übereinstimmung zwischen den Nachkommenschaften einer Blüte ausgeschlossen. Zum anderen müßte bei Kreuzungsfehlern der Überschuß nur die Elternkombination del-cae betreffen. Die genaue Betrachtung der beiden Austauschklassen an Hand der Darstellung des Gesamtmaterials in Tabelle 11 zeigt aber deutlich, daß diese nicht im Verhältnis 1:1 stehen, wie es erwartet wird, sondern daß die Häufigkeit in der Klasse $+\frac{del}{cae}$ größer ist als bei $\frac{del}{+}e^{ae}$. Die Ursache für das Überwiegen der Doppeltrezessiven kann sowohl bei dem einen wie bei dem anderen Gen gesucht werden. Der Überschuß unter den Austauschkombinationen weist aber auf den eigentlichen Grund für die abnormen Spaltungen hin, der auf dem Verhalten von cae beruht.

In Tabelle 7 ist der Anteil der cae-Pflanzen in % der Gesamtzahl für die einzelnen Blüten und Pflanzen angegeben, zusammen mit den P-Werten für die Übereinstimmung mit einer Erwartung 1:1. Hieraus ist deutlich zu ersehen, daß zwar in vielen Fällen für einzelne Blüten die Größe der Abweichung an sich noch

Tabelle 10. Homogenitätsprüfungen der Nachkommenschaften von del cae: Verteilung der P-Werte.

Variationsursache	1 0	0,9 0	0.8 0	.7 0	1.6.0	P		316	9 0	,1	0		Aufteiletzte		palte
zwischen den Kapseln aus Bestäubungen mit Pollen einer Blüte a) Homogenität der Gesamtspaltung b) Übereinstimmung der Spaltung mit der Erwartung 1:1 für cae/+ cae. c) für del/+ del	7 2 4	7 2 6	6 4 3	8 - 6	4 7 5	8	8 5 5	4	6 6 5	6 32 14		6		-	— — —
 2. zwischen den Nachkommenschaften aus Blüten einer Pflanze a) Gesamtprüfung b) Spaltung +/cae (Homogenität) . c) Spaltung +/del (Homogenität) . d) Austauschwerte Homogenität . 		<u>_</u>	1 1		$-\frac{1}{2}$	1 1	1 1 1	1 1 3 4	$\begin{bmatrix} 2\\2\\1\\2 \end{bmatrix}$	4 3 - 2		3	$\begin{bmatrix} - & 3 \\ - & - \end{bmatrix}$		

Tabelle 11. Spaltung des Gesamtmaterials für del-cae.

_ (lel	(del			
+cae ·	cae	. cae	cae	Σ		
12691	8931	7837	15067	44526		

Elternkombinationen (+del+cae und del cae): Austauschkombinationen (+del cae und del+cae) = 27758:16768; 37,7% crossing-over.

+ cae : cae=20528 : 23998; 53,9% $\,cae\,\,\chi^2$ -Zerlegung für cae : $+^{cae}$.

	χ²	n	P
Total	329,1 270,0	9	<0,001
Homogenität zwischen Pflanzen .	59,1	8	< 0.001

+del: del = 21622: 22904; 51,4° $del; \chi^2$ -Zerlegung für del: +del.

	χ²	n .]	P
Total	54,216 36,912	9	0.001
Homogenität zwischen Pflanzen .	17,304	8	0,05-0,02

als zufällig angesehen werden könnte, aber die Zusammenstellung der P-Werte in ihrer Verteilung über die ganze Skala in Tabelle 10, Zeile 1b und 2b zeigt keine normale Verteilung, sondern eine Verschiebung zu den niedrigen Werten hin. Außerdem liegen die gefundenen Häufigkeiten der cae-Pflanzen nur in 2 Fällen unter 50% (Blüte c von Pflanze 33 und Blüte b von Pflanze 27), während sonst überall der Überschuß an cae zu verzeichnen ist. Diese übereinstimmende Richtung der Abweichung von der Erwartung ist nicht mehr zufällig. Ebenso wie im Gesamtmaterial, überwiegt cae deutlich in allen Einzelnachkommenschaften. Die abnorme Spaltung ist also nicht durch besonderes Verhalten einzelner Aufzuchten hervorgerufen, sondern in jeder Teilgruppe nachweisbar und damit als ein charakteristisches Merkmal des Allelenpaares cae/+ cae anzusehen. Die weitere Untersuchung der Homogenität zwischen den Blüten einer Pflanze und zwischen den verschiedenen Pflanzen ergibt aber, daß das Ausmaß, in dem cae überwiegt, sich von einem Fall zum anderen ändert (Tabelle 7). Für die Summen ist die Abweichung von der Zufallsverteilung überall eindeutig, nur für Pflanze 21 findet sich ein P = 0,1-0,05, das gerade an der Grenze der statistischen Sicherung liegt. Die Richtung der Abweichung, nämlich der Überschuß in der Gruppe cae, ist aber auch hier die gleiche wie bei allen anderen Pflanzen. Im einzelnen verhalten sich die verschiedenen Pflanzen nicht gleichartig. Es gibt solche wie Nr. 21, die in den einzelnen Blüten und sogar in der Summe Spaltungsverhältnisse

Tabelle 12. Homogenitätsprüfung der Spaltung cae/+cae.

Bezeichnung der Gruppe	X ²	n	P
Erste Blüte aller Pflanzen Letzte Blüte aller Pflanzen Blüten mit crossing-over über 40 % Blüten mit crossing-over unter 36 %	8,030	8	0,5—0,3
	23,010	8	0,01—0,001
	30,724	10	<0,001
	36,492	13	<0,001

aufweisen, bei denen zwar der Überschuß an cae überall deutlich ist, aber doch noch zufällig sein könnte. Das andere Extrem ist durch Pflanze 31 vertreten, bei der die Häufigkeit von cae im Durchschnitt 56,8% beträgt und nur in einer Blüte gerade noch als zufällige Abweichung von der Erwartung gedeutet werden könnte. Im Gesamtmaterial überwiegt cae mit 53,9%. Aber auch hier darf dieser Durchschnittswert nicht als "wahre Größe" der Abweichung von einer 1:1-Spaltung für cae angesehen werden, da mit $P_{\rm hom} < 0,001$ (Tabelle 9) eine deutliche Inhomogenität zwischen den Pflanzen besteht.

Die nachgewiesenen starken Differenzen zwischen den Blüten und Pflanzen lassen vermuten, daß die Spaltungsverhältnisse von äußeren Faktoren beeinflußt sind, und es ist zu untersuchen, ob die angewendeten Versuchsbedingungen hierbei einen Einfluß geltend machen. Schon die erste Betrachtung der Zahlen von Tabelle 7 spricht hiergegen, da Pflanze 21, die zu den Kontrollen gehörte, und Pflanze 31, von der, wie schon dargelegt wurde, auch die ersten 8 Blüten als Kontrollwerte angesehen werden müssen, gerade die Extreme darstellen. Um aber noch weitere Anhaltspunkte zu gewinnen, wurden in 2 Gruppen alle Blüten mit einem Austausch unter 36% und über 40% zusammengefaßt und innerhalb dieser Gruppen die Homogenität der cae-Spaltung geprüft. Das Ergebnis des χ^2 -Testes ist in Tabelle 12 dargestellt. Wenn die Spaltung von den gleichen Einflüssen abhängt, die auch das crossing-over beeinflussen, müßte durch diese Zusammenfassung das Material einheitlicher werden. Für beide Gruppen ergibt sich aber ein $P_{\rm hom} < 0.001$, so daß gegenüber dem Gesamtmaterial durch diese Auswahl keine größere Einheitlichkeit erzielt wurde. Es ist aber noch eine Zusammenfassung nach anderen Gesichtspunkten möglich. In Tabelle 7 fällt zunächst auf, daß der Überschuß an cae in den ersten Blüten durchweg geringer ist als in den späteren. Es wurden daher die ersten Blüten aller Pflanzen verglichen, und in dieser Gruppe ergab sich eine gute Übereinstimmung (P_{hom} = 0,5-0,3). Hier liegt also ein einheitliches Material vor. Die entsprechende Zusammenfassung der letzten Blüte jeder Pflanze zeigt wieder eine deutliche Inhomogenität mit P = 0,01-0,001, die aber wesentlich geringer ist als im Gesamtmaterial und den übrigen zum Vergleich zusammengestellten

Tabelle 13. Korrelationstabelle für die Beziehung zwischen der Rangnummer der Blüten und dem Überschuβ an caeca-Individuen in der Nachkommenschatt.

	went o described an eacta-Individual in des Istaenkommenschaft.												
Anteil ca der Gesar		Blüte Nr.											
Klassen- mittelwerte	Klassen- grenzen	1 = a	2 = b	3 = c	4 = d	5 = e	.6 =f	7 =g	8 = h	9=i	10 = k	11=1	Σ
60,5 59,5 58,5 57,5 56,5 55,5 54,5 53,5 52,5 51,5 50,5	61 60 59 58 57 56 55 54 53 52 51		1 1 2 1 3	- 1 - 1 1 3 2 1	- 2 1 - 3 2 1	- - 3 1 2 1 1 1	$ \begin{bmatrix} $		1 - 1 1 1 -	1 	1	I - -	2 1 5 1 4 10 4 7 12 8
Σ		8	9	9	9	9	9	5	3	1	1	1	64

Gruppen. Als besonders charakteristisch ist die Pflanze 27 anzusehen. Für die Spaltung cae: + cae findet sich sowohl für die 1:1-Erwartung wie für die Übereinstimmung der Blüten ein P <0.001, so daß hier die Störung des Spaltungsverhältnisses dieses Faktors nicht in allen Nachkommenschaften in gleichem Maße in Erscheinung tritt. Bei nur geringen Abweichungen in den ersten 4 Blüten, die alle noch zufällig sein könnten, liegt fast der ganze Überschuß der cae-Pflanzen in den Nachkommenschaften der 3 letzten Blüten, aber auch diese 3 Gruppen sind unter sich nicht gleichartig. Der Grund für die Inhomogenität liegt hier in einer Störung der Spaltung des Allelenpaares cae+cae, die vom crossing-over unabhängig ist. Hieraus ergibt sich der Verdacht, daß das Spaltungsverhältnis in irgendeiner Weise mit der Stellung der Blüte an der Infloreszenz zusammenhängt, die sich in der Rangnummer ausdrückt. Die Bestätigung ergab die Berechnung des Regressionskoeffizienten zwischen der Größe des Überschusses an cae und der Rangnummer der Blüte, der anzeigt, um wieviel der Anteil der cae durchschnittlich zunimmt, wenn man von einer Blüte zur nächst höheren an der Infloreszenzachse übergeht. Der Regressionskoeffizient beträgt $b_{ux} = 0.382$ ± 0.176 und ist mit t=2.168 und P=0.05-0.02 gesichert. Es besteht also tatsächlich ein Zusammenhang zwischen der Stellung der Blüte an der Infloreszenz und der Spaltung nach cae/+ cae in ihrer Nachkommenschaft.

4. Die Spaltung del: \pm^{del} . Eine gleichartige, aber nicht so große Abweichung von der Erwartung läßt sich für del/\pm^{del} nachweisen (Tabelle 8). Das Auftreten der del-Pflanzen ist mit 51,4% im Gesamtmaterial noch deutlich von einer 1:1Spaltung abweichend (Tabelle 11). Im ganzen überwiegen die Rezessiven, aber unter den Einzelnachkommenschaften sind viele, bei denen \pm^{del} häufiger ist. Es ist keine deutliche Inhomogenität zwischen den Blüten jeder Pflanze und zwischen den Gesamtergebnissen der verschiedenen Pflanzen nachweisbar. Die Verteilung der P-Werte für die Erwartung 1:1 in jeder Blütennachzucht zeigt die Verschiebung zu den niedrigen Werten hin, aber in viel geringerem Ausmaß als für die Gesamtspaltung. Auch die Homogenität der Spaltung zwischen den Blüten jeder Pflanze ist größer als für cae und das crossing-over (Tabelle 10, Zeile 1c und 2c). An den Unterschieden zwischen den Blüten ist also das Verhältnis $del:\pm^{del}$ nicht maßgeblich beteiligt.

Bereits in der Gesamtspaltung fiel auf, daß der Überschuß von del gegenüber $+^{del}$ nur in der Klasse zu verzeichnen war, in der del mit cae zusammenfällt, während sich bei einer Trennung beider Allele in den Austauschklassen zeigt, daß der Einfluß von cae ausgeht, und del zusammen mit $+^{cae}$ benachteiligt ist, dagegen $+^{del}$ /cae zur Vorzugsklasse gehört. Der Überschuß an del beruht also auf der Koppelung mit cae und die Bevorzugung verschwindet bei der Neukombination. Die Häufigkeit von del ist für jede Blüte die Resultante aus dem Überschuß des mit del gekoppelten cae und der Häufigkeit des crossing-over zwischen beiden Loci.

5. Abweicher. In den Aufzuchten wurden eine Reihe von Abweichern gefunden, deren Häufigkeit zwischen 0,1 und 0,2% liegt, Ohne einen erkennbaren Zusammenhang mit der Herkunft des für die betreffende Kreuzung verwendeten Pollens. Unter diesen Abweichern traten einzelne Formen mehrfach auf: kleinblütig, verkümmerte Blüten, abnorm große Blüten, schiefe Blüten, kleinblättrig. Dazu kommen nur vereinzelt Formen, die nur einmal beobachtet wurden. Soweit

diese Pflanzen durch Selbstung geprüft werden konnten, erwiesen sie sich als steril, was im Zusammenhang mit ihrem mehrfach wiederholten Auftreten ihre Deutung als Trisome wahrscheinlich macht. Dies wird gestützt durch die Beobachtung, daß bei *Oenothera* 2n+1-Pflanzen unter ähnlichen Bedingungen gehäuft auftreten (Oehlkers 1940).

D. Diskussion der Ergebnisse.

I. Crossing-over und Chiasmenbildung und ihre Beeinflussung durch innere und äußere Faktoren.

Die statistische Prüfung der vorliegenden Versuche ergab überall dort, wo das Material genügend umfangreich war, daß beim Vergleich die Aufzuchten aus den einzelnen Kapseln, die von einer Pollenblüte stammten, einheitlicher sind als zwischen verschiedenen Blüten. Diese Inhomogenität zwischen den Blüten jeder Infloreszenz setzt sich aus 2 Faktoren zusammen. Der erste ist der Genaustausch in der Koppelungsgruppe, das crossing-over. Die zunächst klein erscheinenden Differenzen zwischen den Austauschwerten verschiedener Blüten sind als real ausgewiesen. Hierfür konnten 2 Ursachen aufgezeigt werden. Einmal sind unter Kontrollbedingungen bei den unbehandelten Pflanzen Differenzen festzustellen, die neben den zufälligen und den unkontrollierbaren, durch die Umwelt bedingten Schwankungen eine gesicherte Verminderung der Austauschwerte zu den oberen Blüten der Infloreszenz hin erkennen lassen. Während der Entwicklung der Knospen einer Infloreszenz müssen sich die Bedingungen für das crossing-over von der Anlage der ersten Blüte zu den letzten hin derart ändern, daß diese Verminderung die Folge davon ist. Nach den bisherigen Erkenntnissen über die Grundlagen des crossing over zeigt dieses einen Zusammenhang mit den Einflüssen, unter denen die Knospen während der Entwicklung standen. Wie mehrfache Untersuchungen an Antirrhinum und Oenothera bewiesen haben (Oehlkers 1937, 1940a und b, Ernst 1938, 1939, Harte 1942. LAURITZEN 1944), tritt bei günstigen Bedingungen ein höherer Austausch auf, bei ungünstigen Verhältnissen findet sich dagegen eine Erniedrigung. Auf die vorliegenden Kontrollpflanzen übertragen ergibt sich daraus die Feststellung, daß die ersten Knospen einer Infloreszenz unter Bedingungen heranwachsen. die für das crossing-over gegenüber den letzten Knospen als günstiger zu bezeichnen sind. Wahrscheinlich handelt es sich hier um Unterschiede der Nährstoff- und Wasserversorgung, da die unteren Knospen den oberen in der Entwicklung weit voraus sind und mit Hilfe ihrer entsprechend weiter ausgebildeten Gefäßbündel einen großen Anteil an der Zufuhr für sich ableiten können, so daß für die oberen relativ weniger zur Verfügung stehen wird. Diese Wirkung kann aber durch den Einfluß von Umweltfaktoren überlagert werden.

Als zweite Variationsursache für die Variabilität des crossing-over müssen die Versuchsbedingungen angesehen werden. In keinem Fall waren die Differenzen so groß, daß sie jede für sich als gesichert angesehen werden konnten, aber es lassen sich aus dem Material doch mehrere Gründe anführen, die für eine Wirkung der Versuchsbedingungen sprechen. Bei den Versuchspflanzen ist die Variabilität zwischen den Blüten größer als innerhalb der Nachkommenschaft einer Blüte. Dies beweist eindeutig, daß ein zusätzlicher, nicht mehr zufälliger Variationsfaktor wirksam ist. Zum anderen zeigt der Vergleich mit

den Kontrollpflanzen, daß die Aufeinanderfolge der Differenzen zwischen den Blüten bei den Versuchspflanzen eine andere ist, zum Teil genau entgegengesetzt. Der Unterschied zwischen beiden Gruppen kann als gesichert angesehen werden. Schließlich liegen bei den Versuchen die Differenzen alle in der Richtung, in der sie nach den zytologischen Ergebnissen, in Übereinstimmung mit den Versuchen der genannten Autoren, erwartet werden. Entsprechend der gefundenen Verringerung der Chiasmenzahl tritt auch ein Absinken des crossing-over in den Blüten auf, die während der frühen Stadien der Meiosis vom Temperaturschock getroffen wurden, während bei der Einwirkung der konstanten Temperatur ein Anstieg der Austauschwerte erfolgt, der nicht nur den Temperaturschock kompensiert, sondern das crossing-over auf eine Höhe bringt, die über dem liegt, was nach der absinkenden Tendenz der Kontrollpflanzen für die Blüten der betreffenden Rangnummer erwartet werden sollte. Bei den Kontrollpflanzen liegen die Endwerte unter den Anfangswerten, bei den Versuchspflanzen dagegen meist etwa in gleicher Höhe.

Es fragt sich aber, warum gerade die Herabsetzung der crossing-over-Werte viel geringer ist, als es nach dem Ergebnis der zytologischen Auswertung zu erwarten wäre. Hier gibt die Beobachtung der späteren Stadien der Meiosis Aufschluß. Durch die starke Verminderung der Chiasmenzahl wurde eine Vermehrung der Univalente erzielt und damit Verteilungsstörungen verursacht, die sich in den Zellen, die am meisten von der Verminderung der Chiasmen betroffen wurden, auch am stärksten auswirkte und diese durch die Bildung von Gonen mit unvollständigem Genom von der Fortpflanzung ausschloß. Die PMZ, aus denen lebensfähige Pollenkörner gebildet wurden, haben durch diesen Selektionsvorgang durchschnittlich eine viel höhere Chiasmenzahl als sich im Gesamtmittelwert zunächst anzeigt. Gerade bei einer in bezug auf die Herabsetzung der Chiasmafrequenz besonders wirksamen Beeinflussung ist daher eine verhältnismäßig geringe Verminderung der Austauschwerte zu erwarten. Die untere Grenze des crossing-over auf jeder Strecke ist bestimmt durch die untere Grenze der Chiasmafrequenz, bei der noch ein normaler Ablauf der Meiosis ermöglicht wird. Wenn diese unterschritten wird, setzt durch die Univalente ein Selektionsvorgang ein, der die stark betroffenen Zellen von der Pollenbildung ausschaltet und so verhindert, daß die extremen Einflüsse im genetischen Versuch sichtbar werden. Auch bei sehr starken, cytologisch feststellbaren Effekten liegt die Chiasmenzahl in den Zellen, aus denen funktionierende Pollenkörner hervorgehen, infolgedessen immer ziemlich hoch.

Es könnte danach die Erwartung auftauchen, daß in genetischen Versuchen Bedingungen, die eine Erhöhung der Chiasmenzahl über das Normalmaß hinaus bewirken, sich in einer deutlicheren Erhöhung der Austauschwerte anzeigen müßten, so daß für eine weitere Bestätigung der Theorie derartige Einflüsse zu suchen wären. Aber auch in dieser Richtung ist den Austauschwerten eine Grenze gesetzt, indem bei kurzen Strecken durch die Interferenz der Chiasmen nur eine begrenzte Steigerung möglich ist, und bei langen Strecken die gleichzeitig auftretende häufigere mehrfache Chiasmenbildung sich nicht mehr in einer Erhöhung der Austauschhäufigkeit anzeigen kann. Auch bei einer Vermehrung der Chiasmenzahl wird die Steigerung des genetischen Effekts nicht in dem gleichen Maß zu finden sein, wie sich aus den cytologischen Daten erwarten

läßt. Unter normalen Bedingungen liegt die Chiasmenfrequenz etwas höher als für einen ungestörten Ablauf der Meiosis unbedingt notwendig wäre. Eine geringe Verminderung ist tragbar, aber eine starke Herabsetzung führt zu Selektionsvorgängen, während eine Vermehrung durch die gleichzeitige Erhöhung des doppelten Austausches sich genetisch nicht entsprechend auswirken kann. Sowohl bei einer Erhöhung wie bei einer Verminderung der Chiasmenzahl geht also der cytologische Effekt nicht dem genetischen parallel. In beiden Fällen muß der genetisch sichtbare Erfolg der Behandlung weit hinter den cytologisch feststellbaren zurückbleiben.

Als weitere Folge der gestörten Meiosis treten nach den Verteilungsstörungen Gonen mit n+l Chromosomen auf, die für die Entstehung der Abweicher, die zum großen Teil als Trisome gedeutet werden müssen, verantwortlich sind. Die dabei zu erwartenden Differenzen in der Häufigkeit dieser Abweicher nach verschiedener Vorbehandlung der Pollenpflanzen lassen sich wegen der relativ sehr geringen Anzahl von 0,2% nicht sichern.

Die Ergebnisse der ganzen Versuchsreihe können unter Berücksichtigung dieser Verhältnisse als weiterer Beweis für die den Versuchen zugrunde liegende Hypothese von Oehlers angesehen werden, wonach sich alle Einflüsse, die eine Veränderung der Chiasmenzahl zustande bringen, auch in einer Veränderung der Höhe des crossing-over auswirken. Hierbei sind innere, im Verlauf der normalen Entwicklung der Pflanzen auftretende Veränderungen in gleicher Weise wirksam wie die unkontrollierbaren Außeneinflüsse und extreme Änderungen der Versuchsbedingungen. Diese Deutung wird dadurch gestützt, daß das Ausmaß der Schwankungen bei Versuchs- und Kontrollpflanzen gleich groß ist, aber die Richtung der Differenzen sich unterscheidet.

II. Die Wirkung der untersuchten Allele auf Entwicklungsvorgänge.

a) Fertilität.

Bei der statistischen Auswertung der Versuche zeigten sich als ein bemerkenswertes Nebenergebnis Hinweise auf Fragen, deren Bearbeitung zunächst nicht beabsichtigt war, nämlich die Wirkung der untersuchten Allele auf weitere Entwicklungsvorgänge an den Pflanzen. Als erstes ist hier der Samenansatz der einzelnen Kreuzungen zu erwähnen, der im Abschnitt über den Kreuzungserfolg dargestellt wurde. Für gram ist dieser Zusammenhang verständlich, da das Allel einen erheblichen Einfluß auf die Ausgestaltung von Fruchtknoten und Narben hat, so daß oft kaum eine Bestäubung der sehr dünnen Griffel mit den schwach ausgebildeten Narben möglich ist. Aber auch für lor und imm, die beide über normal gestaltete Fruchtknoten und Narben verfügen, ist eine solche Verminderung der Fertilität festzustellen. Die beiden Farbfaktoren mel und gris, von denen angenommen werden kann, daß sie durch die mangelhafte Chlorophyllbildung die Menge der Assimilate herabsetzen und damit die Bildung der jungen Samenanlagen beeinträchtigen, üben dagegen einen viel geringeren Einfluß aus. Über die Art, in der die einzelnen Gene auf die Fertilität einwirken, lassen sich aus den hier dargestellten Beobachtungen keine Schlußfolgerungen ziehen.

b) Pollenschlauchkonkurrenz.

Bei der Untersuchung der Spaltungen in der Kombination del cae zeigte sich, daß für die Inhomogenität zwischen den Blüten neben dem verschiedenen

erossing-over zum großen Teil die unterschiedliche Spaltung des Allelenpaares cae/\perp^{cae} verantwortlich ist. Bevor jedoch nach den Ursachen für die verschiedenen Spaltungsverhältnisse bei den einzelnen Blüten gesucht werden kann, ist zunächst die Abweichung von der Erwartung einer monohybriden Rückkreuzung an sich zu untersuchen. In den vorliegenden Versuchen war die Keimung gut und es entstanden, abgesehen von geringem Pilzbefall in einigen Saatschalen, keine größeren Ausfälle während der Entwicklung vor dem Auszählen, so daß eine Selektionswirkung ausgeschlossen werden kann. Es ist auch völlig unwahrscheinlich, daß ein etwa vorhandener Selektionsfaktor auf alle Anzuchten aus dem Pollen einer Blüte genau gleichartig einwirkt und in anderer Weise, aber wieder völlig homogen, auf eine gleichzeitig und unter gleichen Bedingungen aufgezogene Gruppe von Nachkommenschaften einer anderen Blüte Einfluß nimmt.

Seit den Untersuchungen von Correns (1917) über die Zertation ist bekannt, daß für die Abweichungen von einem erwarteten Spaltungsverhältnis bei nachgewiesener normaler genetischer Grundlage eine Konkurrenz zwischen den im Griffel wachsenden Pollenschläuchen die Ursache sein kann, nachdem er 1900 theoretisch eine solche Möglichkeit angedeutet hatte. Für Oenothera wurde eine Pollenschlauchkonkurrenz für eine Reihe verschiedenartiger Gene aufgezeigt (Hiorth 1926, Langendorf 1928, Emerson 1931, Harte 1948). Es liegt also nahe, auch hier für das Überwiegen der einen Gruppe in der Nachkommenschaft diese Erklärung anzunehmen. Danach müßten die Pollenschläuche, deren Kerne das Allel cae enthalten, schneller wachsen als die Schläuche mit +cae. Für Antirrhinum wurde eine Pollenschlauchkonkurrenz noch nicht nachgewiesen, was aber wohl darin begründet liegt, daß bisher, da das Hauptgewicht der Untersuchung auf Mutations- und Koppelungsversuchen lag, nicht darauf geachtet wurde, und auch das Material für die einzelnen Gene nicht groß genug war, um mit Sicherheit derartige Abweichungen von dem erwarteten Spaltungsverhältnis nachzuweisen. Auch hier war dies erst an dem sehr großen Material möglich.

Da es sich um eine Rückkreuzung auf Rezessivhomozygote cae/cae handelt, wäre daran zu denken, daß hier unter Umständen die genetisch gleichartigen Pollenschläuche im Wachstum gegenüber denen, die ein anderes Allel enthalten als der Griffel, bevorzugt seien, wodurch ein der Selbststerilität entgegengesetzter Fall vorliegen würde. Diese Frage ist aber durch die Unmöglichkeit, die Heterozygoten von den Dominanthomozygoten ohne Prüfung der Nachkommenschaft jeder einzelnen Pflanze zu unterscheiden, auch durch den Kontrollversuch der Rückkreuzung von cae/+cae auf die Normalform +cae/+cae nicht zu entscheiden.

Die vorliegenden Daten geben aber demgegenüber, was bisher über die Frage der Gonenkonkurrenz bekannt war, einen neuartigen Gesichtspunkt. Es ist sicher, daß das Ausmaß, in dem die cae-Pollenschläuche die + cae überwiegen, nicht für den Pollen jeder Blüte das gleiche ist. Für andere Objekte (Melandrium durch Correns 1917, Oenothera durch Oehlkers 1940) ließ sich nachweisen, daß die Dichte der Bestäubung einen wesentlichen Einfluß auf das Verhältnis der Pollenschlauchkonkurrenz hat, indem bei spärlicher Bestäubung die Auswirkungen geringer sind, da dann auch die langsamer wachsenden Schläuche noch Samenanlagen zur Befruchtung vorfinden. Für Antirrhinum könnte daher zunächst der Einwand erhoben werden, daß das unterschiedliche Verhältnis der beiden Phänotypen in der Nachkommenschaft durch verschieden starke Bestäubung hervorgerufen wurde. Dieser Vorwurf läßt sich aber ausschalten.

Die Kreuzungen wurden wegen des großen Versuchsumfangs sehr schnell hintereinander durchgeführt, und es ist völlig unwahrscheinlich, daß hierbei alle Bestäubungen mit dem Pollen einer Blüte genau gleich dicht gemacht werden konnten, besonders da dieser Gesichtspunkt durch die Zielsetzung des Versuchs nicht zu berücksichtigen war. Noch unwahrscheinlicher ist es aber, daß füreine sofort darauf folgende Kreuzungsserie mit dem Pollen einer anderen Blüte eine ebenfalls genau einheitliche, aber andere Bestäubungsdichte eingehalten wurde. Differenzen in der Spaltung cae: + cae als Folge einer Ausschaltung oder Verstärkung der Pollenschlauchkonkurrenz bei uneinheitlicher Bestäubung würden sich in einer Inhomogenität innerhalb der Blüten bemerkbar machen, die beim Vergleich zwischen den Blüten verschwinden müßte. Die statistische Auswertung zeigte aber gerade das Umgekehrte, nämlich Einheitlichkeit innerhalb der Blüten und Differenzen zwischen den Blüten. Die Bestäubungsdichte war also überall reichlich und schwankte bei allen Kreuzungen nur in solchen Grenzen, daß ihr kein Einfluß auf das Spaltungsverhältnis zugeschrieben werden kann. Die Blüte, auf die gekreuzt wurde, kann aus demselben Grunde keinen Einfluß haben, da ein solcher sich ebenfalls in einer Inhomogenität innerhalb der Kapseln, die aus dem Pollen einer Blüte stammen, anzeigen müßte. Auch der Pollen aus verschiedenen Antheren einer Blüte ist in dieser Hinsicht genau gleich. Die Faktoren, die einen Einfluß auf die Pollenschlauchkonkurrenz haben, müssen also auf die Pollenkörner einwirken, solange sie noch in der Blüte vorhanden sind, und zwar gleichartig auf alle Antheren einer Blüte. Es lassen sich deutliche Unterschiede zwischen der ersten und letzten Blüte der Pflanze sichern, die aber in keinem Zusammenhang mit den Versuchsbedingungen stehen. Dies wurde eindeutig gezeigt durch den Nachweis der Inhomogenität für die cae-Spaltung zwischen Blüten mit gleichem Niveau des crossing-over. Die Bedingungen zur Zeit des Ablaufs der Meiosis haben also keinen Einfluß auf die Spaltungszahlen des untersuchten Gens, da sich in diesem Fall eine Korrelation zwischen der Höhe des crossing-over und dem Überschuß an cae ergeben müßte, für die aber eindeutig keine Hinweise vorhanden sind. Die Korrelationstabelle hierfür wurde aufgestellt, bestätigte aber so völlig den Eindruck, der aus der Untersuchung der beiden Teilgruppen gewonnen wurde, daß eine Wiedergabe unnötig erschien.

Eine eindeutige Beziehung besteht dagegen zwischen der Rangnummer der Blüte und dem Überschuß an cae in der Nachkommenschaft. Es ist demnach die Aufgabe, nach der Ursache für diesen zunächst unsinnig erscheinenden Zusammenhang zu suchen. Da die oberen Blüten einer Infloreszenz einen größeren Überschuß an cae aufweisen als die unteren, und außerdem die Gruppe "erste Blüten aller Infloreszenzen" die einzige war, in der sich eine Gleichartigkeit in bezug auf die cae-Spaltung nachweisen ließ, ist es naheliegend, die Ursache in einem Faktor zu suchen, der sich gesetzmäßig in allen Infloreszenzen von der ersten Blüte zu den späteren hin ändert. Der Grund für das relativ stärkere Überwiegen der cae-Pflanzen in der Nachzucht der jüngsten Blüten jeder Infloreszenz muß in inneren Ursachen liegen, deren Variabilität, gemessen an Variationsbreite und -richtung für Versuchs- und Kontrollpflanzen die gleiche ist. Da die Pflanzen zu verschiedenen Zeiten blühten, können Witterungseinflüsse ausgeschaltet werden. Auch hier ist der nächstliegende Schluß der, daß es sich um unterschiedliche Ernährungsverhältnisse der Knospen handelt. Von den

ersten Blüten der Pflanzen kann angenommen werden, daß sie sich alle unter vergleichbaren Bedingungen entwickelt haben. Der Nährstoffstrom trifft sie zuerst, während die weiter oben stehenden Blüten spärlicher versorgt werden. Diese gute Versorgung während der Frühstadien der Entwicklung zeigte sich an der bei den Kontrollpflanzen besonderen Höhe des crossing-over. Da ein Einfluß während der Meiosis als Ursache für die Abweichungen der cae-Spaltung aber ausgeschlossen werden konnte, müssen die Bedingungen der späteren Entwicklungsstadien, während der Ausreifung der Pollenkörner, von Bedeutung sein. Auch in diesen späteren Entwicklungsphasen wird aber die erste Blüte immer besser versorgt sein als die folgenden, so daß auch mit einer besseren Ernährung der heranwachsenden Gonen gerechnet werden kann. Bei den späteren Blüten wird diese durchschnittlich schlechter werden, was sich bei den Kontrollpflanzen in der absinkenden Tendenz des crossing-over ausspricht und sich auch in zunächst unerklärlicher Weise bei der cae-Spaltung bemerkbar macht. Der Begriff .. Nährstoffe" ist dabei im weitesten Sinne verwendet und umfaßt sowohl die Assimilate wie die Wirkstoffe, die den Pollenkörnern von der Mutterpflanze mitgegeben werden.

Eine Erklärung für den Weg, auf dem Ernährungsverhältnisse die Spaltung beeinflussen könnten, kann in folgender Weise gefunden werden: Selbststerilitätserscheinungen kommen bei der verwendeten Sippe Antirrhium majus nicht vor. und ein Einfluß des Griffels konnte ausgeschlossen werden. Das Wachstum der Pollenschläuche wird nur von ihren Reservestoffen und von ihrer genetischen Konstitution bestimmt, und zwar betrifft dies nicht nur die absolute Länge der Schläuche, sondern auch ihre Wachstumsgeschwindigkeit. Der überall vorhandene Überschuß an cae-Pflanzen beweist, daß die Pollen der Konstitution cae schneller wachsende Schläuche bilden als solche mit dem Allel + cae. Es liegt also eine sehr deutliche Benachteiligung des normalen Allels bei der Pollenschlauchkonkurrenz vor. Je höher die Blüte an der Infloreszenzachse steht, je schlechter also die Ernährung der heranwachsenden Pollenkörner ist, umso deutlicher wird dies sichtbar. Hieraus ergibt sich aber, daß entweder alle Körner die gleiche Menge an Reservestoffen erhalten, die an sich schon schneller wachsenden cae-Pollenschläuche aber gegen eine Verminderung dieser Menge weniger empfindlich sind als die + cae, oder daß bereits im Pollenfach eine Konkurrenz um die Nährstoffe einsetzt, bei der die cae-Pollen bevorzugt sind. Bei reichlichem Nährstoffangebot wird für die + cae-Gonen dann noch genügend zur Verfügung stehen, während sich bei einem Mangelangebot eine deutliche Benachteiligung bemerkbar macht. In diesem Fall braucht die Wachstumsgeschwindigkeit der Schläuche selber nicht direkt von den Allelen + cae und cae abzuhängen, sondern nur von der Menge an Reservestoffen bestimmt zu werden. Eine Entscheidung darüber, ob eine Konkurrenz der jungen Gonen bei der Nährstoffaufnahme in der Anthere oder eine bessere Ausnutzung der Reservestoffe durch den Pollenschlauch bei Körnern mit den verschiedenen Allelen vorliegt, kann auf Grund des vorliegenden Materials nicht getroffen werden. Hierzu wären neue andere Versuche notwendig, die eigens im Hinblick auf die Klärung dieser Frage geplant und durchgeführt werden

Nachdem im vorliegenden Material die Wirkung der Pollenschlauchkonkurrenz für ein Gen nachgewiesen war, wurden die Versuche von Lauritzen (1944), die

ebenfalls sehr viele Pflanzen umfassen, unter dem gleichen Gesichtspunkt durchgesehen. Dabei stellte sich heraus, daß auch für einige der dort bearbeiteten Gene ähnliche Verhältnisse vorliegen. Ein Nachweis einer Pollenschlauchkonkurrenz ist unmöglich bei allen Fällen, bei denen eine der zu erwartenden Formen eine verminderte Vitalität und dadurch veränderte Absterberate während der Entwicklung aufweist, aber die von Lauritzen bearbeiteten Gene gehören nicht in diese Gruppe. Die Gene dich/+dich und pal/+pal zeigen in den Versuchen, in denen sie kombiniert sind, eine normale Spaltung. In der Kombination dichser p ist $+ \frac{ser p}{2}$ und damit zusammen auch $+ \frac{dich}{2}$ bevorzugt. Da die erstgenannte Kreuzungsserie beweist, daß der Einfluß auf die Spaltungsverhältnisse nicht von dich ausgehen kann, muß hier serp der wirksame Faktor sein. Der Überschuß ist $57.2\% + \frac{serp}{l}$ unter 16 546 Pflanzen. In Kreuzungen mit $\frac{serp}{l} + \frac{el}{l}$ beträgt der Anteil der + serp 55% unter 54200 Pflanzen. Beide Werte sind unter sich nicht homogen, aber auch innerhalb der Gruppen bestehen deutliche Unterschiede zwischen den einzelnen Versuchen und innerhalb dieser zwischen den in den Tabellen zusammengefaßten Gruppen. Eine weitere Analyse ist dadurch, daß bei Lauritzen nicht die Zahlen für die einzelnen Blüten gegeben sind, sondern diese für die Auswertung des crossing-over zusammengefaßt wurden, nicht möglich. Die aus den Tabellen ersichtlichen Zahlen beweisen aber zur Genüge, daß zwischen den Allelen serp und + serp eine Pollenschlauchkonkurrenz stattfindet, bei der das normale Allel bevorzugt ist. In Kombination mit $serp/+\frac{serp}{2}$ zeigt $el/+e^l$ ebenfalls ein sehr starkes überwiegen von $+e^l$, das aber etwas geringer ist als für + serp und durch die Koppelung zwischen beiden Loci erklärt werden könnte. In der Nachkommenschaft der Kombination el serp/+el+serp fällt auf, daß die Bevorzugung von $+^{serp}$ nur in der Klasse $+^{el}+^{serp}$ vorhanden ist, beide Austauschtypen $el+^{serp}$ und $+^{el}$ serp sind gleich häufig vertreten. Dies führt zur Schlußfolgerung, daß möglicherweise auch von $+e^l$ ein Einfluß auf das Pollenschlauchwachstum ausgeht, so daß sowohl $+e^l$ serp wie $el+^{scrp}$ Schläuche gegenüber den Rezessiven el serp bevorzugt sind, und die Wirkung beider dominanter Allele sich gegenüber derjenigen von $+^{serp}$ allein etwas verstärkt, aber nicht eine einfache Addition erfolgt. Wegen der großen Streuung in den einzelnen Versuchen und vor allem, weil vergleichbare Versuche mit el ohne serp nicht vorliegen, ist es jedoch nicht möglich, diese Beobachtung einwandfrei zu siehern und theoretisch weiter zu verwerten im Hinblick auf Gleichartigkeit oder Verschiedenheit der Reaktionen, die im Einzelfall der Pollenschlauchkonkurrenz zugrunde liegen.

Beide Gene cae und serp wurden bisher in größerem Umfang von Hoffmann (1949) berücksichtigt. Die Abweichungen für cae sind dort in den Kreuzungen mit Wildsippen sehr deutlich, in Kombinationen mit verschiedenen Rassen von Antirrhinum majus tritt der Überschuß an cae in der Zusammenfassung aller Werte nicht sehr eindeutig hervor. Die Betrachtung der Einzelkreuzungen zur Koppelung del-cae zeigt aber doch, daß die gleiche Tendenz wie in den hier beschriebenen Versuchen vorliegt. Für $el/+e^{il}$ ist die Spaltung normal, während für $+^{serp}$ die Bevorzugung in allen Aufzuchten, die mit großer Individuenzahl durchgeführt wurden, genau wie bei Lauritzen auftritt. Für serp wie für cae zeigen sich dort, wo die Abweichungen im einzelnen nicht statistisch zu sichern sind, doch sehr kleine P-Werte, so daß im ganzen eine Übereinstimmung mit

dem hier beschriebenen Material vorliegt. Bei der Beurteilung der im einzelnen nicht vollständigen Übereinstimmung der Spaltungszahlen von Hoffmann mit den hier gegebenen Versuchen ist neben der an sich bereits gegebenen Inhomogenität des Pollenmaterials verschiedener Blüten auch zu berücksichtigen, daß völlige genetische Gleichartigkeit bei Aufzuchten verschiedener Untersucher nicht gegeben sein kann, aber nach den Befunden an Oenothera das übrige Genom und das Plasmon einen erheblichen Einfluß auf die Gonenkonkurrenz zwischen bestimmten Allelen haben können (HIORTH 1926 und HARTE 1948). Das Gen cae ist also nicht das einzige bei Antirrhinum, das neben einer phänotypischen Wirkung an der diploiden Generation auch physiologische Unterschiede bei den Haplonten hervorruft, und bei weiteren Versuchen lassen sich sicher noch eine ganze Reihe derartiger Faktoren aufzeigen. Wichtiger aber als die Beobachtung, daß die bekannte Erscheinung der Pollenschlauchkonkurrenz auch bei Antirrhinum vorkommt, erscheint der gesicherte Nachweis, daß diese nicht in ihrem Ausmaß als Besonderheit der beiden Allele streng festgelegt ist, sondern von Faktoren, die außerhalb der direkten Genwirkung liegen, beeinflußt werden kann, in diesem Fall wahrscheinlich von der Ernährung her.

Daß das Wachstum der Pollenschläuche vor allem von ihren Reservestoffen bestimmt wird, ist durch die Untersuchungen von Ehlers (1951) an verschiedenen Objekten sehr wahrscheinlich gemacht. Andererseits liegen Beobachtungen an Lythrum salicaria vor, daß bei dieser Pflanze durch die Ernährung und Wasserversorgung der Blüte die Menge der Inhaltsstoffe und damit die Größe der Pollenkörner beeinflußt wird. Im Zusammenhang mit diesen Faktoren hat die Stellung der Blüten an der Infloreszenz ebenfalls einen Einfluß auf die genannten Merkmale (Schoch-Bodmer 1940). Die Untersuchungen von Haeckel (1951) geben ihrerseits wiederum einen Hinweis darauf, daß in den oberen Blüten einer Infloreszenz der Fermentgehalt der Pollen ein anderer sein kann als in den zuerst geöffneten Blüten, während die Arbeiten über die Selbststerilität beweisen, daß genetisch verschiedene Pollenkörner im Zusammenwirken mit dem gleichen Griffelgewebe einen Unterschied im Verbrauch an Pollenstoffen unter dem Einfluß bestimmter Allele haben (Straub 1946, 1947). Die hier gegebene Deutung für die gefundenen Differenzen der Pollenschlauchkonkurrenz geht von 3 Voraussetzungen aus, nämlich der unterschiedlichen Ernährung der einzelnen Blüten, dem Einfluß dieser Ernährungsverhältnisse auf die Ausbildung des Pollens und der verschiedenartigen Ausnutzung der Nährstoffe durch genetisch verschiedene Pollenkörner. Für jeden dieser 3 Punkte ist sicher, daß er bei anderen Pflanzen realisiert ist. Der hier aufgestellten Hypothese über die Ursachen der gefundenen Beziehung zwischen der Stellung der Blüte an der Infloreszenz und dem Ausmaß der Pollenschlauchkonkurrenz stehen somit keine grundsätzlichen Schwierigkeiten entgegen, auch wenn für Antirrhinum die postulierten Differenzen im einzelnen noch nicht erwiesen sind.

Zusammenfassung.

1. An mehreren Genkombinationen der *graminifolia*-Koppelungsgruppe von *Antirrhinium majus* wurden Untersuchungen über die Beeinflussung des crossingover durch Wirkung von Temperaturschock durchgeführt.

- 2. Für die Differenzen im crossing-over zwischen den Blüten sind nichtzufällige Faktoren wirksam.
- 3. Als solche ließen sich die Ernährung der jungen Knospen und die Temperaturschockwirkung im Versuch nachweisen.
- 4. Die Versuchsergebnisse lassen eine Deutung im Sinne von Oehlkers zu, wonach sich die Wirkung des Temperaturschocks in einer Erniedrigung der Chiasmenfrequenz und des damit ursächlich zusammenhängenden crossing-over äußert.
- 5. Es wurde gezeigt, daß die in die Untersuchung einbezogenen Blattformund -farbfaktoren in den Homozygoten eine Wirkung auf die Fertilität haben.
- 6. Für das Allelenpaar $cae/+^{cae}$ wurde eine Pollenschlauchkonkurrenz mit Bevorzugung von cae nachgewiesen. Diese zeigt eine schwache Korrelation mit der Stellung der Blüte an der Infloreszenz.
- 7. Es konnte wahrscheinlich gemacht werden, daß die Reservestoffversorgung der heranwachsenden Pollenkörner auf das Pollenschlauchwachstum einen Einfluß hat. Dabei sind die cae-Gonen entweder bei der Versorgung mit Nährstoffen in der Anthere oder in der Ausnutzung der vorhandenen Reservestoffe den $+ {}^{cae}$ -Pollen überlegen.
- 8. Durch Vergleich mit anderen Untersuchungen konnte das Auftreten einer Pollenschlauchkonkurrenz auch für andere Gene aufgezeigt werden.
- 9. Die vorliegenden Untersuchungen, sowie andere an fimbriata (Harte 1951) und monokotylen Mutanten (Rothe 1951) dürften zeigen, daß in den durch die Mutationsversuche angesammelten Mutanten von Antirrhinum ein aussichtsreiches und ergiebiges Material für die Bearbeitung von Fragen der Genphysiologie gegeben ist.

Literatur.

Correns, C.: Über den Einfluß, welchen die Zahl der zur Bestäubung verwendeten Pollenkörner auf die Nachkommenschaft hat. Ber. dtsch. bot. Ges. 18, 422 (1900). — Ein Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. Sitzgsber. königl. preuß. Akad, Wiss. 51, 685 (1917). — Enlers, H.: Untersuchungen zur Ernährungsphysiologie der Pollenschläuche. Biol. Zbl. 70, 432 (1951). — EMERSON, St.: Genetic and cytological studies on Oenothera. II. Certain crosses involving Oe. subricalyx and Oe. sfranciscana sulfurea". Z. Vererbungslehre 49, 381 (1931). — Ernst, H.: Meiosis und crossing-over. Zytologische und genetische Untersuchungen an Antirrhinum majus L. Z. Bot. 33, 241 (1938). Zytologische Untersuchungen an Antirrhinum majus. Z. Bot. 34, 81 (1939). — HAECKEL, A.: Beitrag zur Kenntnis der Pollenfermente. Planta (Berl.) 39, 431 (1951). — HARTE, C.: Meiosis und crossing-over. Weitere Beiträge zur Zytogenetik von Oenothera. Z. Bot. 38, 65 (1942). — Zytologisch-genetische Untersuchungen an spaltenden Oenotheren-Bastarden. Z. Vererbungslehre 82, 495 (1948). – Untersuchungen über labile Gene. I. Selektionsversuche an Antirrhinum majus mut. fimbriata. Z. Vererbungslehre 83, 392 (1951). — HASELWARTER, A.: Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis, V. Z. Bot. 31, 273 (1937). Temperatur und Chromosomenkonjugation. Sv. bot. Tidskr. 24, 12 (1930). — Hiorth, G.: Zur Kenntnis der Homozygoteneliminierung und der Pollenschlauchkonkurrenz bei Oenothera. Z. Vererbungslehre 43, 171 (1926). — HOFFMANN, W.: Untersuchungen über Kopplungen bei Antirrhinum. 1X. Mitteilung. In einigen Artkreuzungen. Z. Vererbungslehre 83, 165 (1949). Langendorf, J.: Zur Kenntnis der Genetik und Entwicklungsgeschichte von Oenothera Jallax, rubirigida und Hookeri-albata. Bot. Archiv 29, 474 (1930). — LAURITZEN, M.: Meiosis und erossing-over. Zytogenetische Untersuchungen an Antirrhinum majus. Diss. Freiburg 1944. — Обинкев, F.: Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis. I. Z. Bot. 29, 1 (1935). — Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis. III. Z. Bot. 30, 253 (1936). — Neue Versuche

über zytologisch-genetische Probleme (Physiologie der Meiosis). Biol. Zbl. 57, 126 (1937). Meiosis und crossing-over. Zytogenetische Untersuchungen an Oenothera. Z. Vereibungslehre 78, 157 (1940). — Meiosis und crossing-over. Biol. Zbl. 60, 337 (1940). — ROTHE, H.: Morphologisch-entwicklungsgeschichtliche und genetische Analyse einer sich variabel manifestierenden Mutation von Antirrhinum majus L. Z. Vererbungslehre 84, 74 (1951). — Schick, R.: Untersuchungen über die Koppelungen bei Antirrhinum majus. VII. Über die Lage von 15 Genen im Graminifolia-Chromosom. Z. Vererbungslehre 69, 345 (1935). — Schoch-Bodmer, H.: The Influence of Nutrition upon Pollen Grain Size in Lythrum salicaria. J. Genet. 40, 393 (1940). — Straub, J.: Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis, II. Z. Bot. 30, 1 (1936/37). Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis. VII. Die Abhängigkeit der Chiasmenbildung bei Vicia Faba und Campanula persicifolia von äußeren Bedingungen. Z. Bot. 32, 225 (1937). -Die Wirkung von Temperaturstößen auf die Reduktionsteilung. Entwicklungsphysiologische Untersuchungen über die Meiosis von Gasteria trigona. Ber. dtsch. bot. Ges. 55 (Generalversammlungsh.) 160 (1937). — Zur Entwicklungsphysiologie der Selbststerilität von Petunial. Z. Naturforsch. 1, 287 (1946). — Zur Entwicklungsphysiologie der Selbststerilität von Petunia. II. Das Prinzip des Hemmungsmechanismus. Z. Naturforsch. 2b, 433 (1947). — White, M. J. D.: The influence of temperature on chiasma frequency. J. Genet. 29, 203 (1934). — ZÜRN, K.: Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis. IV. Z. Bot. 30, 577 (1936/37).

> Prof. Dr. Cornelia Harte, Köln, Institut für Entwicklungsphysiologie an der Universität.

Aus dem Zoologisch vergleichend-anatomischen Institut der Universität Zürich.

VITALITÄTSMUTATIONEN, AUSGELÖST DURCH RÖNTGENSTRAHLEN BEI DROSOPHILA MELANOGASTER.

Von

ETTA KÄFER.

Mit 10 Textabbildungen.

(Eingegangen am 21. April 1952.)

Inhalt.	CI - 24
I. Einleitung	Seite
1. Problemstellung	508
2. Fruhere Experimente und Ergebnisse	500
3. Versuchsanordnung	510
II. Material und Methode	511
1. versuchsstamm	511
z. Bestrahlung	519
3. Futter	519
4. 1emperatur	510
5. Kreuzung und Auszahlung	519
III. Statistische Auswertung des Zahlenmaterials	515
13Aportinono A	Pr 18 Pr
a) Verhältnisse bei den Kontrollen	515
b) Verhältnisse bei den Versuchsserien 1. Gruppieren der verschiedenen Auszählungen in Klassen gleichen Verhältnisse und Recht	518
nisses und Bestimmung der Klassenfrequenz.	~ -
a) Klassen von $\varphi = 3^{\circ}$ (nach Winkeltransformation)	518
P) Islandell voll to vitalitatsprozent	FOI
2. Hadrigaction adjornato der 22-Kurve	200
Experiment D ,	
IV. Ergeomisse	
and the state of t	528
- Consider the manufacture of the state of t	
CUD VIDAICII	529
	530
letalen Mutationen bei X- und 2. Chromosom 4. Verhältnis der Mutationshäufische der Mutati	531
4. Verhältnis der Mutationshäufigkeiten des 2. und des X-Chromosoms	531
V. Zusätzliche Feststellungen	532
2. Lethalclusters	532
4. Allgemeinvitalität in den Serien verschiedener Bestrahlungsdosis 5. Auskreuzung mit wiederholt aufgetreten Di	533
5. Auskreuzung mit wiederholt aufgetretenen Phenol-Letalfaktoren 6. Mehrfach aufgetretene sichtbere Mutationen (2)	534
	×0.
iteratur	535

I. Einleitung.

1. Problemstellung.

Die Mutationshäufigkeit ist für auffallend sichtbare und letale Mutationen relativ einfach zu bestimmen. Außer solchen Änderungen treten häufig Mutationen auf, deren Wirkung schwierig zu erfassen ist. Als Haupteffekt können wir indes feststellen, daß Träger solcher Mutationen eine veränderte Vitalität aufweisen. Diese Mutationen lassen sich nach Hadorn (1949) wie folgt benennen und abgrenzen:

Semiletale: Vitalität kleiner als 50%.

Subvitale: Vitalität über 50%, kleiner als normal.

Supervitale: Vitalität größer als normal.

Da die meisten Vitalitätsmutationen eine Herabsetzung der Lebenstüchtigkeit bewirken, werden sie von Muller (1934) als "detrimental mutations" bezeichnet.

Unter Vitalität im weiteren Sinne werden 4 verschiedene Größen zusammengefaßt, die alle für die Lebenstüchtigkeit und die Vermehrungsfähigkeit einer Genkombination oder einer Art von größter Wichtigkeit sind:

1. Fekundität (Zahl der pro Zeiteinheit abgelegten Eier).

2. Dauer der Fortpflanzungsperiode.

3. Aufwachszahl (Anzahl der das Imaginalstadium erreichenden Nachkommen).

4. Fertilität (Zahl der vermehrungsfähigen Nachkommen, vgl. Hadorn und Zeller 1943).

Um alle Vitalitätsmutationen zu erfassen, müßte also die Häufigkeit der Mutationen, die irgendeine dieser 4 Größen beeinflussen, festgestellt werden. Dazu bedarf es jedoch ganz verschiedener experimenteller Anordnungen. Untersuchungen über Vitalitätsmutationen beschränken sich deshalb im allgemeinen auf Mutationen mit Einfluß auf die Aufwachszahl. Das gilt auch für diese Arbeit und unter Vitalitätsmutationen seien im folgenden immer Mutationen mit Einfluß auf die Aufwachszahl verstanden. Und zwar wird diese hier als relative Größe bestimmt, indem man die Individuenzahl einer Mendelklasse (Träger desselben bestrahlten Chromosoms) mit der Anzahl der anderen Klasse (deren Genotyp als normal angenommen wird) vergleicht.

Die Häufigkeit solcher Vitalitätsmutationen ist nach den bis heute vorliegenden Untersuchungen recht groß; doch liegen sehr wenige genauere Angaben darüber vor, da ihre Erfassung ziemlich schwierig und mühevoll ist. Dies gilt besonders für jene Mutanten, die nur geringe Abweichung vom Normalen bewirken, also schwach Subvitale und Supervitale. Es wird deshalb in vorliegender Arbeit versucht, die Häufigkeit von Vitalitätsmutationen verschiedenen Grades, vor allem von Subvitalen, zu bestimmen.

2. Frühere Experimente und Ergebnisse.

Zwei quantitative Untersuchungen wurden unabhängig voneinander fast gleichzeitig durchgeführt: von Timofeéff (1935) und von Kerkis (1938) in Zusammenarbeit mit Muller (Muller 1950, S. 34). Die Vitalitätsbestimmung war in beiden Arbeiten entsprechend: Spermien wurden bestrahlt und die Häufigkeit geschlechtsgekoppelter "detrimentals" festgestellt, die an der Verkleinerung des Verhältnisses der F_2 -Männchen mit einem bestrahlten X-Chromosom, zu jenen mit einem unbestrahlten Chromosom erkannt wurden. In beiden Arbeiten

wurde auf Grund der Ergebnisse eine 3—4mal so große Totalhäufigkeit von "detrimentals" als von Letalen angenommen.

Wie oben erwähnt, umfassen diese Arbeiten nur die Häufigkeit von Vitalitätsmutationen im engeren Sinne, also Mutationen mit Einfluß auf die Aufwachszahl, so daß die Gesamtrate von Mutationen, die die Lebenstüchtigkeit beeinflussen, noch höher eingeschätzt werden müßte.

Die Genauigkeit, die von der Größe der Auszählungen abhängt, ist in den Experimenten von Timoffeff und Kerkis annähernd gleich. Die sich ergebende Streuung bewirkt, daß nur Mutationen mit über 15% Abweichung von normaler Vitalität statistisch erfaßt werden können (vgl. S. 530). Ihre Häufigkeit macht ungefähr die Hälfte obiger Schätzung aus, nämlich $1^1/2$ —2mal die Größe der Letalmutationsrate. Mutationen mit kleinerer Wirkung sind also nicht direkt festgestellt (ihre Häufigkeit wurde indirekt geschätzt). So sagt Muller an oben erwähnter Stelle (1950, S. 34f.): "For all we know, the 'very small mutations' as yet not detected at all, may be comparable in frequency to all the rest put together... Although the task of obtaining the necessary evidence would be formidable, it ought to be set down as a major aim."

Die Arbeiten von Timoféeff und Kerkis beschränken sich auf die Vitalitätsmutationen des X-Chromosoms. Untersuchungen für das 2. Chromosom liegen von Hadorn (1950) vor. Hier wurde nach Phenolbehandlung von Ovarien in der F_3 als Maß der Vitalität das Verhältnis von +/+-Tieren (homozygot für das behandelte Chromosom) zu +/Cy-Tieren bestimmt und dabei in erfolgreichen Phenolserien neben Letalen und Semiletalen auch Subvitale festgestellt.

3. Versuchsanordnung.

Da bei der Bestrahlung auf allen Chromosomen Mutationen entstehen, die die Vitalität verändern und sich möglicherweise gegenseitig beeinflussen, sollte dasjenige Chromosom, das auf Vitalitätsmutationen geprüft wird, von allen übrigen bestrahlten Chromosomen durch Auskreuzung isoliert werden. Es müßten also z. B. zur Bestimmung der Vitalitätsmutationen auf dem X-Chromosom nicht nur dieses, sondern auch alle Autosomen durch Verwendung markierter Inversionschromosomen kontrolliert werden. Für diejenige Kreuzung, in der zur Vitalitätsbestimmung die Mendelklassen des X-Chromosoms ausgezählt werden. könnten dann Elterntiere ausgewählt werden, die für alle Autosomen (und zwar lauter nichtbestrahlte) einander gleich sind. Auf diese Weise würde jedes bestrahlte Chromosom, das auf Vitalitätsmutationen untersucht werden soll. getrennt von den übrigen bestrahlten Chromosomen, in ein möglichst konstantes und durchwegs gleiches genetisches Milieu eingekreuzt. Dies wird unbedingte Voraussetzung dafür sein, daß auch Mutationen mit schwächster Wirkung deutlich zum Ausdruck kommen und mit Sicherheit festgestellt werden können.

¹ MULLER fährt hier fort: "If so, the figure for the detrimental effects of mutations, both induced and spontaneous, on population would have to be revised upward far beyond the above estimates," und bezieht sich dabei auf die oben angeführte Schätzung der *Total*häufigkeit von "detrimentals" (rund 4mal so häufig wie Letalmutationen). Diese Schätzung, die (wie oben erwähnt) sowohl bei TIMOFEÉFF als bei KERKIS etwa das Doppelte der Häufigkeit der statistisch erfaßbaren "detrimentals" (mit Abweichungen über 15%) beträgt, enthält aber schon jene Fälle mit kleinsten Abweichungen und ist also kaum mehr zu erhöhen.

Außerdem sollte die Mutationsrate auf allen Chromosomen gleichzeitig geprüft werden: erstens um die Gesamtmutationsrate festzustellen, und zweitens um die Frage zu klären, ob die relative Häufigkeit der verschiedenen Typen von Vitalitätsmutationen bei allen Chromosomen dieselbe ist. Es gibt Anzeichen, vor allem in den Untersuchungen von Berg (1937), daß die Verhältnisse bei Geschlechtschromosomen und Autosomen verschieden sein könnten (vgl. S. 531).

Eine geeignete, diese beiden Forderungen erfüllende Auskreuzung ist durchaus möglich, praktisch jedoch sehr umständlich und zeitraubend, besonders da noch kein Stamm mit dominant markierten, homozygot gut vitalen Inversionen für alle Chromosomen zur Verfügung steht.

Die vorliegende Arbeit umfaßt deshalb die Häufigkeitsbestimmung von Vitalitätsmutationen bei Geschlechtschromosomen und Autosomen, beschränkt sich jedoch auf eines der Autosomen, nämlich das 2. Chromosom. Die Bestimmung der Verhältnisse wurde für X- und 2. Chromosomen gleichzeitig, jedoch nicht getrennt durchgeführt: 3. und 4. Chromosom wurden nicht berücksichtigt.

Zur Mutationsauslösung wurden Röntgenstrahlen verwendet. Um die Beziehung der Mutationshäufigkeit der verschiedenen Mutationstypen zur Röntgendosis festzustellen, wurden drei verschiedene Dosen im Verhältnis 1:2:3 gewählt.

In einem ersten Experiment wurden für jede Dosis rund 500 bestrahlte und ebenso viele Kontrollchromesomen auf Vitalitätsmutationen untersucht. Die bei der Größe der erhaltenen Auszählungen sich ergebende Streuung ließ nur Mutationen erkennen, die die Vitalität um mehr als 20% verändern. Die experimentelle Anordnung entspricht ziemlich genau derjenigen von Timofeéff (1935).

Ein zweites Experiment wurde durchgeführt, um auch Mutationen mit sehr geringer Wirkung zu erfassen; für mittlere und höchste Dosis wurden je etwa 100 Chromosomen durch Aufzucht größerer Nachkommenzahlen (20, bzw. 10 Zuchten) genauer getestet. Diese Anordnung und die statistische Auswertung entspricht weitgehend den Experimenten von Kerkis (1938), mit dem Unterschied, daß Kerkis nicht wie in vorliegender Arbeit viele Paarzuchten derselben Generation auszählt, um statistisch verwertbares Zahlenmaterial zu erhalten. sondern pro Generation zwei Massenkulturen ansetzt und dann in der Hälfte der Fälle durch Weiterzucht und Auszählung in mehreren Generationen genauere Werte erhält (vgl. S. 530). Letztere Methode hat den Vorteil, daß die Weitervererbung einer aufgetretenen Mutation direkt beobachtet werden kann, den Nachteil jedoch, daß von einer Generation zur nächsten die Bedingungen (Umwelt und genetisches Milieu) stärker variieren und eventuell Spontanmutationen auftreten können.

II. Material und Methode.

1. Versuchsstamm.

Für alle Versuche wurden Tiere aus dem Wildstamm "Berlin-Inzucht" verwendet. Und zwar wurde, um möglichst einheitliches Material zu erhalten, ein Tier dieses Stammes mit dem Inversionsstamm (M5/M5; Cy/BlL) ausgekreuzt. Aus der F_1 wurde ein heterozygotes Tier (M5/+; Cy/+) geeignet weitergekreuzt und die isozygoten Nachkommen dieses einen Tieres, die alle dieselben X- und 2. Chromosomen tragen, für alle Versuche verwendet. Für jede Versuchsserie wurde die Isozygotie (die sich auf das X- und das Z- Chromosom beschränkt) zur Ausschaltung spontaner Mutationen neu hergestellt.

Die verwendeten Inversionschromosomen oder "balancer chromosomes" sind: X-Chromosom: $M5 = Muller\ 5\ (sc^1\ w^a\ In\ sc^8)$

2. Chromosom: Cy = Curly (Crossingover-Häufigkeit wurde bestimmt und ergab weniger als 1%).

Als Markierungsmutanten des anderen 2. Chromosoms enthält der "Inversionsstamm" $Bl\ (Bristle)$ und $L\ (Lobe)$.

2. Bestrahlung.

Es wurde bei 50 kV mit 1 mm-Aluminiumfilter bestrahlt. Die Bestrahlungsdauer betrug für 1-, 2- und 3fache Dosis $T_1=1^1\!/_2$, $T_2=3$ und $T_3=4^1\!/_2$ min. Für je $1^1\!/_2$ min besitzt die wirksame Strahlenmenge einen gleichbleibenden Wert, der nicht genau angegeben werden kann, jedoch in der Größenordnung von 2500 r liegt. Es zeigten sich nämlich Schwierigkeiten in der Dosimetrie, da nur ein Nahbestrahlungsapparat zur Verfügung stand, dessen Focusabstand sehr klein (etwa $1^1\!/_2$ cm), aber nicht genau bekannt war¹. Da für die vorliegenden Untersuchungen nur die relativen Dosiswerte wichtig sind, wurde davon abgesehen, weitere genauere Bestimmungen durchzuführen.

3. Futter.

Die Fliegen wurden auf Normalfutter [Mais-Zucker-Agar mit Trockenhefe und Nipaginzusatz ($1^0/_{00}$ gegen Schimmelinfektion)] in kleinen Glastuben ($2^1/_2$ cm Durchmesser) gezüchtet. Wünschbar wären genau kontrollierte, ganz gleichmäßige Futterbedingungen gewesen. Praktisch ließ sich dies nicht durchführen, doch wurden Kulturen mit auffälliger Bakterien- oder Schimmelpilzinfektion ausgeschieden.

4. Temperatur.

Die Zuchttemperatur betrug $25\pm1^{1/2}{}^{0}$ C; zur Auszählung wurden die Zuchten anfangs in Zimmertemperatur gebracht, später jedoch immer bei 25^{0} ausgezählt oder in Alkohol gelegt, da sich eine große Abhängigkeit der Cy-Expressivität von der Temperatur zeigte. Die genaueren Untersuchungen ergaben dann, daß sich der Cy-Phänotyp nicht ausbildet (die Cy-Tiere also gradflüglig werden), wenn die Puppen während längerer Zeit vor dem Schlüpfen bei niederer Temperatur, z. B. 24 Std bei 17^{0} , oder 36 Std bei 20^{0} , gehalten werden.

5. Kreuzung und Auszählung.

Die Auskreuzung wurde nach folgendem Schema vorgenommen:

 P_1 : Bestrahlte oder für Kontrollen unbestrahlte Wildtypmännchen werden im Alter von maximal 4 Tagen sofort nach der Bestrahlung mit mehreren M5/M5;

 $^{^1}$ Die nachträgliche physikalische Messung zeigte einen mittleren Fehler von \pm 2 mm; bei dem kleinen Abstand bewirken aber zusätzliche 4 mm ein Ansteigen der Dosis fast aufs Doppelte. Außerdem wurde (bei der kegelförmigen Strahlungsrichtung des verwendeten Apparates besonders ungünstig) für die zu bestrahlenden Fliegen ein Behältnis mit Seitenwänden aus Glas verwendet, wodurch die wirksame absolute Strahlenmer ge verändert wird. Zur Beurteilung der absoluten Größe der wirksamen Dosis wurde deshalb im gleichen Drosophilastamm die Letalmutationsrate für das X-Chromosom nach Bestrahlung mit einem neuen Apparat bestimmt. Es ergaben sich $10.5\pm1.5\,\%$ Letale für 4000 r; dementsprechend wurde die Dosis T_2 auf rund 5000 r geschätzt, die einfache Dosis T_1 also auf 2500 r (und T_3 auf ca. 7500 r).

 ${\it Cy/BlL} ext{-}$ Weibehen einzeln angesetzt. Die Zuchten werden zweimal nach je 2 Tagen umgesetzt und die Männchen nach den ersten 4 Tagen eliminiert, um eine Beeinflussung der Mutationsrate durch germinale Selektion oder Bildung von "lethalclusters" auszuschließen.

$$P_{1}: \frac{M5}{M5} \frac{Cy}{BiL} \circlearrowleft Q \circlearrowleft \times \frac{+}{+} \frac{+}{+} \\ (.,M5/M5; \\ Cy/BiL^{**}.Stamm) \qquad (.,Berlin Inzucht'' Wildstamm, röntgenbestrahlt oder für Kontrollen unbestrahlt) \\ F_{1}: & \circlearrowleft \frac{M5}{+} \frac{Cy}{+} + \frac{M$$

Auszählung III

Abb. 1. Kreuzungsschema. Mendelklassen der Männchen, die zur Vitalitätsbestimmung des X-Chromosoms in \mathbb{F}_2 und \mathbb{F}_3 ausgezählt wurden: $Auszählung\ I\ und\ II$; \square Mendelklassen "gradflüglig" oder "curly" bei allen Tieren der \mathbb{F}_3 zur Vitalitätsbestimmung des 2. Chromosoms: AuszählungIII. Nicht ausgezählte, noch zur Weiterzucht verwendete Typen in Klammern; Klasse der letalen Cy/Cy-Tiere in F, und F, nicht aufgeführt.

 F_1 : Jede der M5/+; Cy/+-Töchter der F_1 erhält vom Vater je ein anderes 2. und X-Chromosom, die bestrahlt worden sind und auf Mutationen geprüft werden sollen.

 $P_2\colon$ Je 10 (anfangs manchmal 20) solche Weib
chen werden einzeln mit $M5\,;$ Cy/BlL-Männchen rückge
kreuzt und nach 3—4 Tagen auf frisches Futter umgesetzt.

 F_2 : Die Hälfte der Söhne trägt das bestrahlte X-Chromosom, die andere Hälfte das M5-Chromosom. Vitalitätsmutationen im X-Chromosom verschieben das Verhältnis dieser beiden Sorten Männchen. Es wurden deshalb in der F_2 die Männchen ausgezählt $= Auszählung\ I$ (vgl. auch Tabelle 1).

 P_3 : In der ${\bf F}_2$ wurde inter se gekreuzt; alle Tiere tragen je dasselbe 2. und X-Chromosom. Zwei unbefruchtete M5/+; Cy/+-Weibchen werden einzeln mit einem entsprechenden Männchen angesetzt. Nach etwa 5 Tagen wurden jene Pärchen, bei denen sich erst wenige Larven zeigten, für weitere 4 Tage auf frisches Futter umgesetzt.

 F_3 : In bezug auf das X-Chromosom sind die Verhältnisse unter den Männchen gleich wie in der F_2 . Diese werden deshalb in der gleichen Weise ausgezählt $=Auszählung\,II$. Es sind also 2 Auszählungen vorhanden, um die Verhältnisse in bezug auf ein bestrahltes X-Chromosom zu bestimmen, und zwar aus der F_2 und F_3 . Umweltsbedingungen (z. B. Populationsdichte) und vor allem das genetische Milieu (BlL-Chromosomen sind nur in der F_2 vorhanden) sind etwas verschieden. Dies erklärt die aufgetretene, statistisch gesicherte Verschiebung des Vitalitätsverhältnisses von der 2. zur 3. Generation (s. S. 516), die ein Addieren der Anzahlen in Auszählung I und II unmöglich macht. Eine dritte Bestimmungsmöglichkeit ergab sich in der F_3 . Die Zahl der Weibchen kann errechnet werden als Differenz aus Total und Zahl der Männchen. Die Anzahl der +-Männchen wird deshalb auch mit der Zahl der Weibchen verglichen $=Auszählung\,II\,a$ (Tabelle 1, letzte Kolonne)¹.

Bei dieser Versuchsanordnung ist keine Möglichkeit gegeben, Nondisjunktion zu erkennen, dessen Häufigkeit jedoch bei den verwendeten Stämmen sehr gering ist. Ob infolge der Röntgenbestrahlung Nondisjunktion auftrat, kann nur indirekt beurteilt werden. Eine Verfälschung der Resultate in bestimmter Richtung (scheinbar höhere Mutationsrate als in Wirklichkeit vorhanden) würde sieh nur in der F_2 ergeben, während in der F_3 wegen der Wahl von M5- oder von +-Männchen der Fehler sich aufheben müßte und nur die Streuung vergrößert würde. Da die Ergebnisse von F_2 und F_3 gut übereinstimmen, kann kein wirksamer Einfluß von Nondisjunktion vorhanden sein.

In bezug auf das 2. Chromosom sind alle Tiere der \mathbb{F}_3 entweder homozygot für das bestrahlte Chromosom (+/+) oder heterozygot (+/Cy), und zwar normalerweise im Verhältnis 1:2 (die Cy/Cy-Tiere sind letal und fallen aus). Eine

 $^{^1}$ Eine Fehlermöglichkeit ergibt sich bei diesem Vergleich mit der Zahl der Weibchen, wenn in der P_3 ein +-Männchen angesetzt wurde, das eine Vitalitätsmutation trägt, so daß in der ${\rm F}_3$ die Klasse der für das X-Chromosom homozygoten +/+-Weibchen beeinflußt wird. Deshalb wurden im allgemeinen immer dann M5-Männchen für das Ansetzen der ${\rm P}_3$ vorgezogen, wenn nicht im Zeitpunkt des Ansetzens schon bedeutend mehr oder sogar nur +-Männchen geschlüpft waren, die somit sehr wahrscheinlich keine vitalitätsherabsetzende Mutation trugen.

		Ç,								
F ₂ : X-Chromosom	F _s : X-Chromosom	F ₃ : 2. Chromosom	F _s : X-Cnromosom							
Zuchten Total	2 Paar- kreuzun- gen 2. Zucht Total	2 Paar- kreu- zungen 2. Zucht Total	$\begin{array}{c c} \textbf{Berechnete} & +-\delta \textbf{ im} \\ \textbf{Anzahl} & \textbf{Verhält-} \\ & \varphi & \textbf{nis zu } \\ \end{array}$							
Auszählung I	Auszählung II	Auszählung III	Auszählung IIa							
# M5 H M5	<u>M5</u> <u>M5</u> <u>M5</u> <u>M5</u>	+ Cy + Cy + Cy	+							
24 19 45 35 21 16	28 20	e 13; KB 1. 24 57 35 76 78 195 29 62	162-84=78 51 78							
$\begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	$\begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	$egin{array}{c c c c c c c c c c c c c c c c c c c $	179-87=92 41 92							

Tabelle 1. Auszählungsschema. 2 Beispiele der Auszählungen in Experiment A.

rezessive Vitalitätsmutation verschiebt das Verhältnis dieser beiden Sorten Fliegen. Es werden deshalb in der ${\rm F_3}$ die Anzahl der +/+- und +/Cy-Tiere festgestellt = Auszählung III.

III. Statistische Auswertung des Zahlenmaterials.

Experiment A.

Nach Bestrahlung mit den 3 Röntgendosen T_1 , T_2 und T_3 wurden je rund 500 2. und X-Chromosomen gleichzeitig auf rezessive Vitalitätsmutationen untersucht.

Als Beispiel der Auszählungen aus diesem Experiment sind in den beiden Punktdiagrammen (Abb. 2 und 3, S. 516f.) die Auszählungen III für das 2. Chromosom dargestellt (Abb. 2: Kontrollen und mittlere Dosis T_2 ; Abb. 3: Kontrollen und höchste Dosis T_3). Zur Berechnung von Mittelwert und Streuung der verschiedenen Verhältniswerte wurde die Winkeltransformation durchgeführt: Wenn die Zahl der homo(bzw. hemi)zygoten Träger des bestrahlten Chromosoms (+/+-Tiere oder +- \Im) = a, die Zahl der Vergleichstiere (+/Cy-Tiere, M5- \Im oder \Im) = b beträgt, und das Total der Auszählung als Summe beider Zahlen = a + b, so wird das Verhältnis $p = a: (a + b) = \sin^2\varphi$ gesetzt, und es ergibt sich also das Verhältnis $a: b = tg^2\varphi$.

Letzteres Verhältnis in Prozent wird üblicherweise als Maß für die Vitalität verwendet: Vitalitätsprozent $V = \frac{a}{b} \cdot 100\%$.

Normale Vitalität besteht für $a=b,\ V=100\,\%,\ \varphi=45^{\circ},\ p=0,5$. Der Winkel φ variiert von $0-90^{\circ}$, wenn das Verhältnis p von 0-1 variiert (und V von $0-\infty$). Bei dieser Transformation ist die Streuung von der absoluten Größe von φ unabhängig, so daß Werte verschiedener Größe zusammengerechnet werden können, was für die Verhältniswerte p selbst nicht gilt (und noch viel weniger für die Vitalitätsprozentwerte V; vgl. Mather 1949, S. 234ff. und briefliche Mitteilungen).

a) Verhältnisse bei den Kontrollen.

Die Mittelwerte der Vitalitätsverhältnisse (berechnet nach Winkeltransformation und Resultate umgerechnet in Vitalitätsprozente) der 4 Auszählungen ergaben folgendes:

```
X-Chromosom Auszählung I, F<sub>2</sub>, +-$\displaystyle\cdots \( \text{M5-}\displaystyle\) in Prozent: 118 \pm 1,6\% Auszählung II, F<sub>3</sub>, +-$\displaystyle\cdots \( \text{M5-}\displaystyle\) in Prozent: 135 \pm 1,6\% Auszählung III, F<sub>3</sub>, +-$\displaystyle\cdots \( \text{1/2}\displaystyle\cdot\) in Prozent: 106 \pm 1,2\% 2. Chromosom Auszählung III, F<sub>3</sub>, +/+: 1/2(+/Cy) in Prozent: 84 \pm 0.7\%
```

Für das X-Chromosom sind also (wie auf S. 514 erwähnt) 3 verschiedene Auszählungen vorhanden, wovon 2 aus der gleichen Zucht stammen (II und II a).

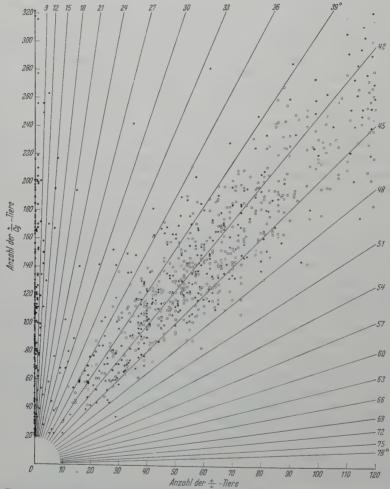


Abb. 2. Experiment A. Punktdiagramm. Auszählungen III für das 2. Chromosom, bei Klassenbildung von $\varphi=3^\circ$ nach Winkeltransformation. Abszisse: Anzahl der +/+-Tiere, Ordinate: Anzahl der +/Cy-Tiere (halber Maßstab, da normales Aufspaltungsverhältnis 1:2); 0000 Kontrollen, Versuchsserie mit mittlerer Bestrahlungsdosis T_3 .

Alle 3 Verhältnisse sind statistisch gesichert verschieden. Deshalb wurden die 3 Verhältniswerte, die sich auf dasselbe getestete Chromosom beziehen, folgendermaßen zusammengefaßt:

Die Verhältniswerte von Auszählung I und II wurden entsprechend den Kontrollmittelwerten (proportional) korrigiert und auf das Verhältnis II aumgerechnet. Aus diesen drei (korrigierten) Werten wurde das gewogene Mittel berechnet. Für die Frequenzdiagramme werden diese kombinierten Werte (in den Versuchsserien analog berechnet), deren Streuung bedeutend kleiner ist als diejenige der Einzelauszählungen, zugrunde gelegt.

Die Bewertung (zur Berechnung der gewogenen Mittel) wurde nach 2 verschiedenen Methoden durchgeführt:

l. Bewertung entsprechend dem Total (a+b) der gezählten Tiere in F_2 , bzw. F_3 . Die so berechneten Werte sind in den Frequenzdiagrammen mit Klasseneinteilung entsprechend Winkel φ verwendet (vgl. S. 518).

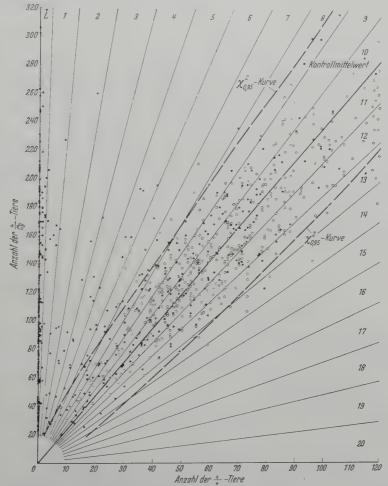


Abb. 3. Experiment A, Punktdiagramm. Auszählungen III für das 2. Chromosom, Einteilung in 10%-Vitalitätsklassen und Lage der χ^2 -Kurve. Abszisse: Anzahl der +/+-Tiere, Ordinate: Anzahl der +/Cy-Tiere. 0000 Kontrollen, \cdots -Versuchsserie, Bestrahlung mit höchster Dosis T_3 .

2. Zur Bewertung wurde nur die Anzahl der heterozygoten Vergleichstiere verwendet, die von rezessiven Vitalitätsmutationen nicht beeinflußt wird. Und zwar wurde (aus später, S. 522, erklärten Gründen) die Wurzel der entsprechenden Anzahl, also 1/b als Gewicht gewählt.

Zur Berechnung der oben angegebenen Mittelwerte des Verhältnisses bei Kontrollen wurde ebenfalls eine Bewertung (nach 1. Methode: Total = Gewicht) durchgeführt. Es erwies sich dies deshalb als notwendig, weil die einzelnen Auszählungen sehr verschieden groß sind. Denn es wurde (s. S. 514), um möglichst gleiche Bedingungen zu bieten, die Zeit der Eiablage konstant gehalten (und nicht bis zur Erreichung einer bestimmten Individuenzahl weitergezüchtet, vgl. S. 529 u. 533). Die Anzahl der in dieser Zeit abgelegten Eier variiert ziemlich stark (abhängig von Fekundität des Weibehens, Befruchtungsfähigkeit

des Männchens, Futterbedingungen usw.). Deshalb sind die aus diesen Zahlen berechneten Verhältniswerte von verschiedener Genauigkeit und Wichtigkeit und können nicht ohne weiteres zusammengefaßt werden.

Eine Berechnung dieser gewogenen Mittelwerte innerhalb der Kontrollen, die alle verschiedene Einzelfälle aus einer gemeinsamen Grundgesamtheit sind, konnte ohne Bedenken durchgeführt werden. Anders liegen die Verhältnisse für die Versuchsserien.

b) Verhältnisse bei den Versuchsserien.

Die Versuchsserien sind sehr heterogene Gruppen. Ein bestimmter Anteil der Auszählungen, jene Fälle, in denen keine Mutationen auftraten, wird dasselbe mittlere Vitalitätsverhältnis aufweisen wie die Kontrollen (und wohl eine ähnliche Streuung). Die übrigen Auszählungen repräsentieren Fälle mit Vitalitätsmutationen verschiedenen Grades, welche im einzelnen nicht sicher von den anderen Fällen zu unterscheiden sind, da es sich ja um Einzelwerte handelt, deren Mittelwerte und Streuung unbekannt sind. Es wurde deshalb darauf verzichtet, Mittelwert und Streuung aus dem Total der verschiedenen Bestrahlungsserien zu berechnen, da diese Werte ohne reelle Bedeutung wären und nur bestätigen, daß Vitalitätsmutationen durch Röntgenstrahlen ausgelöst werden [wie es diese Berechnungen in der Arbeit von Timoffefff (1935) zeigen].

Verschiedene statistische Methoden wurden angewandt, um die Verhältnisse in den Versuchsserien zahlenmäßig zu erfassen und zu beurteilen.

1. Gruppieren der verschiedenen Auszählungen in Klassen gleichen Verhältnisses und Bestimmung der Klassenfrequenz.

Für die Klasseneinteilung ergaben sich folgende 2 Möglichkeiten:

 $\alpha)$ Klassen von $\varphi=3^{\circ}.$ Die Winkeltransformation führte zu einer Klassenbildung entsprechend Winkel φ (Klassenbreite 3°). In Abb. 2 (S. 516) ist der Verlauf dieser Klassengrenzen dargestellt und die Verteilung der Auszählungen III für das 2. Chromosom (Kontrollen und mittlere Dosis T_2) auf diese Klassen ist daraus ersichtlich. Die breiten Klassen für mittlere Werte bewirken, daß in wenigen Klassen (nämlich den 4 Klassen von 36—48°) sozusagen alle Kontrollwerte liegen.

In Abb. 4 und 5 (S. 519) ist in Form eines Häufigkeitsdiagrammes die Verteilung aller Einzelwerte auf die Klassen von 3° dargestellt (Tabelle 2, gibt die entsprechenden

Tabelle 2. Häufigkeitsverteilung der geprüften Chromosomen auf Klassen von 3° nach Winkeltransformation (ohne Bewertung).

Prozentberechnung nach Subtraktion der Letalen 0—9°.

										kel in (
		0-9	12	15	-18	-21	-24	-27	30	-33	36	-39	42	-45	-48	51		57
TZ (71		X-Cl	hrome	osom.	gewo	ogene	Mitt	رره [م:	ю Ала	wähh	330.00.00	т тт	3	TT			
Dosis	T_1 T_2 T_3	$ \begin{array}{c c} 0,2 \\ 5,4 \\ 11,4 \\ 16,3 \end{array} $	1,1	$0,4 \\ 0,3 \\ 0,3$		0,3	0,6	0,5 1,1	0,2 0,9 0,3	0,7 0,5 1,1	0,5 0,4 0,8 0,6	$\begin{vmatrix} 0.5 \\ 0.4 \\ 1.6 \\ 2.2 \end{vmatrix}$	2,4 4,5 5,0 6,6	$\begin{vmatrix} 25,0\\ 27,9\\ 24,1\\ 24,6 \end{vmatrix}$	53,8 48,9 46,2 46,5	15,6 14,4 18,1 13,0	2,1 1,1 2,1 1,6	0,5 0,3
							9.	Chro	mogo	m								
Konti Dosis	T_1 . T_2 T_3	$\begin{vmatrix} 13,7 \\ 29,0 \\ 34,0 \end{vmatrix}$	$\begin{bmatrix} 1,2 \\ 4,7 \\ 3,0 \end{bmatrix}$	0,5 1,2 1,8	0,5 1,6 1,8	$0,5 \\ 0,3 \\ 0,7$	$egin{array}{c} 0,5 \\ 0,9 \\ 2,6 \\ \end{array}$	0,6 2,6	2,0 2.8 3,3	$egin{array}{c} 0,2 \ 0,2 \ 0,9 \ 3,7 \ \end{array}$	1,9 2,0 4,4 5.9	8,1 10,4 13,1 12,9	34,2 26,7 27,5 27,3	39,5 42,2 30,3 24,0	14,4 12,1 10,6 9,2	1,6 1,0 0,6 1,6	0,2	

Zahlenwerte). Um für vitalitätsvermindernde Mutationen bei Kontrollen und verschiedenen Bestrahlungsdosen eine vergleichbare Ausgangsbasis zu erhalten, wurde zur Berechnung der Klassenfrequenzen jeweils zuerst die Anzahl der Letalfaktoren subtrahiert (und der Rest

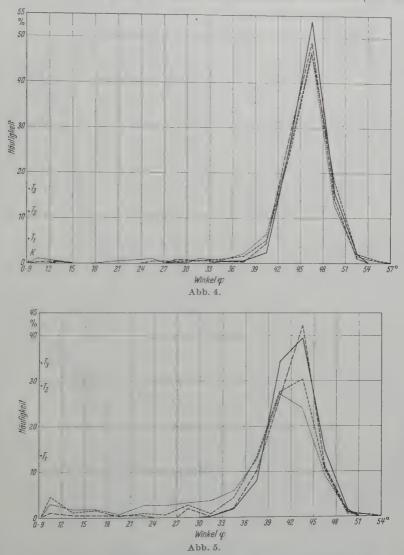


Abb. 4 u. 5. Experiment A. Häufigkeitsdiagramm nach Winkeltransformation ohne Bewertung. Klassen von $\varphi=3^\circ$; Prozentberechnung nach Subtraktion der Letalen $0-9^\circ$. Abszisse: Winkel φ in Grad, Ordinate: Prozentuale Häufigkeit der geprüften Chromosomen. — Kontrollen, —— niederste Dosis T_1, \cdots mittlere Dosis T_2, \cdots höchste Dosis T_3 . Abb. 4. X-Chromosom, Abb. 5. 2. Chromosom.

gleich 100% gesetzt, vgl. S. 528). Für die Summendarstellung (Abb. 6 und 7, S. 520), bei der vom Nullpunkt aus fortlaufend alle Häufigkeiten summiert werden (Summe 100%), mußte die normale Prozentberechnung (einschließlich Letale) durchgeführt werden. In diese Darstellung wird die normale Fehlerkurve zu einer Sigmoide mit Symmetrieachse durch den Wert 50%, was für die Kontrollen angenähert der Fall ist.

Die Grenzen der Vitalitätsstufen (s. S. 509) ergaben in Grad umgerechnet folgende Werte:

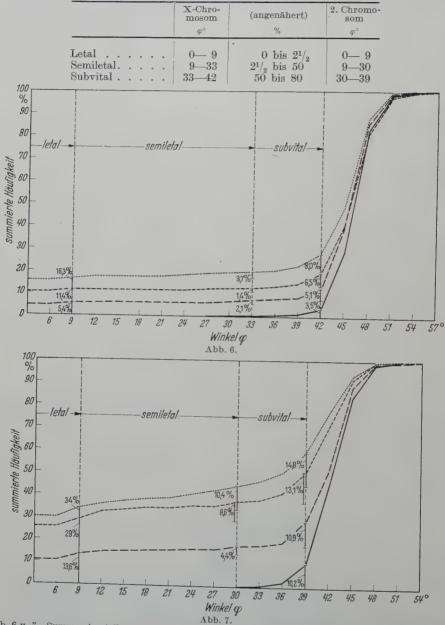


Abb. 6 u. 7. Summendarstellung der Frequenz der verschiedenen Vitalitätsklassen. Klassen von 3° nach Winkeltransformation, Prozentberechnung einschließlich Letale und fortlaufende Summation. Kontrollen, -- Dosis T_1, \cdots Dosis T_2, \cdots Dosis T_3 . Die unter den Kurven stehenden Zahlen geben die summierten Prozentwerte für Auszählungen des letalen, semiletalen und subvitalen Bereiches an. Abb. 6 X-Chromosom, Abb. 7 2. Chromosom.

Die Grenzen sind verschieden für das 2. und das X-Chromosom, weil die Mittelwerte der zugehörigen Kontrollen verschiedene Größe aufweisen. Bei der Berechnung dieser Häufigkeitswerte wurde keine Bewertung durchgeführt, da alle Auszählungen, wenn auch

verschieden groß und deshalb von verschiedener Genauigkeit, je die Verhältnisse auf einem Chromosom darstellen und in diesem Sinne gleichwertig sind. Gegen eine Bewertung spricht ebenfalls folgender Befund:

Es wurde eine Gruppierung der Auszählungen nach ihrer Größe (und zwar entsprechend der von Vitalitätsmutationen unbeeinflußten Anzahl der Vergleichstiere) in drei Gruppen durchgeführt, und die Häufigkeit von Fällen in jeder Vitalitätsstufe berechnet (s. Tabelle 3, unten). Wie erwartet zeigt sich, daß die kleineren Auszählungen eine bedeutend größere Streuung aufweisen als die größeren (mehr Fälle liegen zufallsmäßig im Bereich der Sub- und Supervitalen). Daneben aber deutet der größere Prozentsatz von Letalen (und Semiletalen) bei den kleinsten Auszählungen wohl darauf hin, daß die Allgemeinvitalität in Zuchten, in denen stark schädigende Mutationen aufgetreten sind, häufig relativ kleiner ist. Dies spricht gegen eine Bewertung, die die Tatsachen verfälschend, die Mutationshäufigkeit zu klein erscheinen ließe*.

 β) Klassen von 10 Vitalitätsprozent. Als normale Vitalität (100%) wird der Mittelwert aus den Kontrollen festgelegt. Abb. 3 (S. 517) zeigt die Einteilung in 20 Klassen von 10%, ausgehend vom Mittelwert der Kontrollen für die Auszählungen III, 2. Chromosom. Die Wahl einer solchen Klasseneinteilung war nahegelegt durch die Definition der verschiedenen Vitalitätsstufen (s. S. 509), vor allem der 50%-Grenze zwischen Semiletalen und Subvitalen. Dadurch, daß die Einteilung auf den Mittelwert der Kontrollen bezogen wird, ergibt sich eine für alle vier Auszählungen (I, II und IIa für das X-Chromosom), III für das 2. Chromosom)

Tabelle 3. Frequenz der Vitalitätsstufen in Kulturen mit kleiner, mittelgroßer und großer Nachkommenzahl in Prozenten.

Gruppen ents Auszählung klein	sgröße:	5	X-Chro 5—50 M5 1—85 M5 per 85 M5	-Männch	en	2. Chromosom: 20—100 +/Cy-Tiere 101—200 +/Cy-Tiere über 200 +/Cy-Tiere							
Vitalitätsstufe	Größe		Dosis										
Vitantatastate	CIONE	K	T_1	T_2	T_3	K	T_1	T 2	T_3				
$Letal^1 = \left\{ \begin{array}{c} \\ \end{array} \right.$	klein mittel groß	0,5	18,7 2,4 4,8	19,1 12,0 7,3	27,3 14,1 9,2		15,8 20,4 14,7	40,6 28,1 25,9	40,0 31,9 38				
Semiletal ² {	klein mittel groß	0,9	7,7 1,9 1,3	6,6 2,2	9,6 4,8 4,6	1,4	8,9 2,8 3,8	16,3 6,3 5	25,8 12,8 6,5				
Subvital ² $\left\{ \begin{array}{c} \\ \end{array} \right.$	klein mittel groß	10 6,1 6,4	12,3 6,8 10,8	11,3 6,6 18,0	16,9 12,3 11,9	25,1 13,9 5,1	15,8 13,9 8,2	21,7 20,7 9,3	25,8 19,9 16,0				
$Normal^2$ $\left\{ \begin{array}{c} \\ \\ \end{array} \right.$	klein mittel groß	67,0 86,8 93,6	70,8 84,0 87,3	67,0 82,0 80,9	60,2 79,5 83,5	61,9 76,6 91,0	59,4 77,4 86,6	55,4 64,4 82,5	37,6 63,8 68,8				
$Supervital^2 \left\{ \begin{array}{c} \cdot \\ \cdot \end{array} \right.$	klein mittel groß	23,0 6,1 —	9,2 7,3 0,6	15,1 9,3 1,1	13,3 3,4 —	11,6 9,4 3,8	15,8 5,9 —	6,5 8,6 —	10,8 3,5 —				
Absolutes { Total {	klein mittel groß	67 217 113	1111 200 138	140 215 87	124 182 94	68 287 78	120 291 61	155 242 54	155 207 50				

¹ In Prozenten der Gesamtzahl (absolutes Total).

² Prozentberechnung nach Subtraktion der Letalen.

^{*} Durch die Aufteilung werden die zugrunde liegenden Zahlen bei dieser Tabelle ziemlich klein, was sich in einer gewissen Unregelmäßigkeit ausdrückt, z. B. in der Gruppe der Subvitalen (außer Auszählungsgruppe .,groß", 2. Chromosom). Einige Gesetzmäßigkeit (Ansteigen mit der Dosis) zeigen die Häufigkeiten von Letalen und Semiletaler, gar keine die Supervitalen, die in diesem Experiment A überhaupt nicht erfaßt werden können; denn ihre Abweichung ist wohl kaum je über 20% und ihre Häufigkeit gering.

Tabelle 4. Häufigkeitsverteilung der geprüften Chromosomen auf die 20 Vitalitätsklassen (nach Bewertung). Prozentberechnung nach Subtraktion der Letalen.

	,			0/												
		Vitalitätsklasse														
	L	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
X-Chromosom: Mittelwert aus Auszählungen I, II und IIa.																
$ \begin{array}{c} \text{Kontrolle} & . \\ \text{Dosis} & T_1 \\ . \\ T_2 \\ . \\ T_3 \\ . \end{array} . $	$ \begin{array}{c c} 0,2 \\ 4,0 \\ 11,0 \\ 14,4 \end{array} $	1,3	0,9	0,9 0,3 1,6	$ \begin{array}{ c c } 0,2 \\ 0,7 \\ 0,3 \\ 0,4 \end{array} $	0,4 0,3 0,8 0,6	$ \begin{array}{ c c } 0,2 \\ 0,5 \\ 1,7 \\ 0,6 \end{array} $	3,1	5,3 8,4	21,6 $17,1$	$27,7 \\ 23,7$	$\begin{vmatrix} 22,3 \\ 25,6 \end{vmatrix}$	$ \begin{array}{ c c c } 14,3 \\ 11,6 \\ 12,0 \\ 11,3 \end{array} $	3,9 6,4	0,8 0,6 1,6 0,9	
						2. (Chron	nosom								
$ \begin{array}{c} \text{Kontrolle} & . \\ \text{Dosis} & T_1 \\ . \\ T_2 \\ . \\ T_3 \\ . \end{array} . $	12,2 27,5 34,0	1,6 6,3 4,9	0,9 1,1 2,9	0,3 1,2 2,3	1,7 2,3 3,0	$0,1 \\ 0,2 \\ 0,9 \\ 3,7$	0,7 1,0 3,2 3,8	6,3	8,6	14,6 13,5	20,3 $21,1$	$26,9 \\ 16,9$	$\begin{array}{ c c } 17,7 \\ 13,5 \\ 12,4 \\ 8,6 \\ \end{array}$	5,2 5,1	$\begin{array}{ c c } 1,6 \\ 1,1 \\ 0,9 \\ 1,0 \end{array}$	0,25

genau entsprechende und vergleichbare Verteilung auf die verschiedenen Klassen (unabhängig von den durch die zufällige Wahl des Vergleichschromosoms gegebenen Verhältnissen).

Tabelle 4 (oben) gibt die Verteilung der Häufigkeiten auf die verschiedenen Klassen an. Bei dieser 2. Klasseneinteilung wurde nun im Gegensatz zur ersten für die Berechnung der Häufigkeiten eine Bewertung durchgeführt, und zwar wurde nach der zweiten oben (S. 517) angeführten Methode bewertet. Als Gewicht wird also für jede Auszählung die Wurzel aus der Anzahl der Vergleichstiere gewählt (X-Chromosom: Wurzel aus der Anzahl der M5-Männchen, 2. Chromosom: Wurzel aus der Anzahl der +/Cy-Tiere). Denn jeder dieser Verhältniswerte repräsentiert das Vitalitätsverhältnis eines bestimmten Chromosoms, dessen Mittelwert und Streuung nicht berechnet werden können, da ja nur eine "Messung" vorhanden ist. Letztere wird um so näher beim wirklichen (Mittel-) Wert liegen, je größer die dem berechneten Vitalitätsverhältnis zugrunde liegende Auszählung ist. Die Streuung von

Einzelwerten, die berechnet wird als $\sigma = \sqrt{\lceil \overline{VV} \rceil}$ (V = wahre Abweichung) gibt ein Maß für den mittleren Fehler und die Genauigkeit ist also proportional \rceil / \overline{n} . Deshalb wurden diese im Frequenzdiagramm verwendeten Einzelwerte entsprechend ihrer Genauigkeit mit \rceil / \overline{b} bewertet.

Tabelle 5. Frequenz der 5 Vitalitätsstufen (addiert aus Tabelle 4) und Berechnung der Mutationshäufigkeiten als Differenz zwischen Versuch und Kontrolle.

Letale: In Prozent des Totals, Vitalität 0-21/2%.

Prozentberechnung der übrigen Gruppen nach Subtraktion der Letalen.

Semiletale: Berechnet als Summe der Vitalitätsklassen 1—5, Vitalität $2\frac{1}{2}$ —50%,

Subvitale: Klassen 6—8, Vitalität 50—80%, Vitalität 80—125%, Supervitale: Klassen über 12, Vitalität über 125%.

Dosis	L	etal	Sen	niletal	Sub	vital	N	ormal	Supervital		
Dosis	%	Dif- ferenz	%	Dif- ferenz	%	Dif- ferenz	%	Dif- ferenz	%	Dif- ferenz	
77 4 11			1	X-Chro	mosom						
$\begin{array}{c} \text{Kontrolle} \\ T_1 \\ T_2 \\ T_3 \end{array}$	$ \begin{array}{c c} 0,2 \\ 4,0 \\ 11,0 \\ 14,4 \end{array} $	$\begin{vmatrix} +3.8 \\ +10.8 \\ +14.2 \end{vmatrix}$	$ \begin{array}{c c} 0,6 \\ 3,6 \\ 2,7 \\ 5,6 \end{array} $	$\left {\begin{array}{*{20}{c}} { + 3,0} \\ { + 2,1} \\ { + 5,0} \end{array}} \right $	6,4 8,9 10,9 13,1	$\begin{vmatrix} +2.5 \\ +4.5 \\ +6.7 \end{vmatrix}$	88,7 84,6 78,9 77,7	$\begin{bmatrix} -4,1\\ -9,8\\ -11,0 \end{bmatrix}$	4,1 4,5 8,0 3,8	$\begin{vmatrix} +0.4 \\ +3.9 \\ -0.3 \end{vmatrix}$	
Kontrolle				2. Chro	mosom,			•	·	, , , , ,	
Kontrolle T_1 T_2 T_3	12,2 27,5 34,0		0,1 4,7 11,8 16,8	$\left {\begin{array}{*{20}{c}} + 4,6\\ + 11,7\\ + 16,7 \end{array}} \right $	12,6 13,6 18,1 21,1	$\begin{vmatrix} +1,0 \\ +5,5 \\ +8,5 \end{vmatrix}$	78,8 75,3 63,9 57,0	$egin{array}{c} -3.5 \ -14.9 \ -21.8 \ \end{array}$	8,4 6,5 6,2 5,0	$ \begin{array}{c c} -1,9 \\ -2,2 \\ -3,4 \end{array} $	

Aus Tabelle 4 (S. 522) wurden die Häufigkeitswerte für jede Vitalitätsstufe berechnet, indem die Häufigkeiten der verschiedenen Klassen, zu einer Vitalitätsstufe zusammengefaßt, addiert wurden (s. Tabelle 5).

Mutationshäufigkeiten. Die positive Differenz, die sich für Letale, Semiletale und Subvitale zwischen Versuch und Kontrollen ergibt, wird als Mutationshäufigkeit betrachtet. Auf genau die gleiche Weise wurde aus der Häufigkeitsverteilung auf Klassen von 3° (nach Winkeltransformation) die Mutationshäufigkeit berechnet (vgl. Zusammenstellung, Tabelle 8 und 9, Experiment A, a und b) ¹.

2. Häufigkeiten außerhalb der 2-Kurve.

Für jedes Verhältnis a ; $b=\lambda$, (a+b=N), kann das zugehörige $\chi^2=\frac{(a-\lambda b)^2}{\lambda N}$ berechnet

werden. λ ist bestimmt als Mittelwert der Kontrollen. Für ein χ^2 , das einer Wahrscheinlichkeit P=0.95 entspricht, beträgt dieser Wert 3,814; d. h., wenn die Verhältnisse eine Normalverteilung repräsentieren, ist bei 95% der Fälle χ^2 kleiner als 3,814, oder bei Darstellung im Punktdiagramm (s. Abb. 3, S. 517) liegen 95% der Werte innerhalb der χ^2 -Kurve².

Die Prozentsätze der Fälle außerhalb der χ^2 -Kurven wurden bestimmt und die wahrscheinliche Mutationshäufigkeit wiederum als Differenz zwischen Versuch und Kontrolle berechnet. Tabelle 6, S. 517. zeigt alle festgestellten Häufigkeiten außerhalb der χ^2 -Kurven, und zwar in der ersten Kolonne den Prozentsatz der Fälle, die im Punktdiagramm links außerhalb der Kurve liegen. Diese Gruppe enthält also die Letalfaktoren. Wenn diese subtrahiert werden, ergeben sich die Werte der zweiten Kolonne, die nur noch Semiletale und Subvitale umfaßt, neben wenigen Normalen, die große Zufallsstreuung aufweisen. Die letzte Kolonne zeigt entsprechend die Häufigkeit der Punkte rechts außerhalb der Kurven, die 3. Kolonne das Gesamttotal. Für Kontrollen sollte dieses (sofern keine Spontammutationen aufgetreten sind) 5% betragen, was angenähert der Fall ist (2. Chromosom 4,3%, X-Chromosom 6,5%).

Bei diesem Verfahren ist eine Trennung von Semiletalen und Subvitalen unmöglich, die deshalb als Mutationen mit vitalitätsvermindernder Wirkung zusammengefaßt werden. (Wahrscheinliche Mutationshäufigkeit: s. Tabelle 8 und 9, S. 528 und 529, Experiment A, c.)

Es mußten die drei Auszählungen für das X-Chromosom (Auszählungen I, II und IIa) getrennt berechnet werden, so daß sich immer drei entsprechende Werte ergaben (s. Tabelle 6). Es wurde ein t-Test durchgeführt, um die Abweichungen von den Kontrollen zu beurteilen. Gesicherte Unterschiede ergaben sich für Fälle mit verminderter (P bei allen Dosen größer als 0,95), nicht aber für solche mit erhöhter Vitalität (P kleiner 0,90, außerdem alle Differenzen negativ).

Diese drei Serien je von Auszählung I, II und IIa weisen natürlich viel größere Streuung auf als die sonst verwendeten, für das X-Chromosom berechneten Kombinationswerte aus den drei Auszählungen jedes getesteten Chromosoms. Diese Zahlen für das X-Chromosom

haben deshalb geringere Bedeutung.

Um die absolute Anzahl der vitalitätsvermindernden Mutationen, die mit bestimmter Wahrscheinlichkeit auftraten, direkt zu berechnen, wurde folgende Methode verwendet, die aus obiger Beziehung für χ^2 abgeleitet ist (VAN DER WAERDEN, briefliche Mitteilung). Es wird die Verteilung der Werte φ über- und unterhalb eines Mittelwertes φ_0 betrachtet. Von n geprüften Chromosomen weisen x einen Wert $\varphi < \varphi_0$ auf und y einen Wert $\varphi > \varphi_0$ (x + y = n, für die Kontrollen entsprechend $x_0 + y_0 = n_0$). Die Frage lautet: Wieviele die Sterblichkeit erhöhende Mutationen sind gesichert? Wenn die Anzahl solcher Mutationen m beträgt,

² Die Kurvenpunkte werden aus der Beziehung für χ^2 folgendermaßen bestimmt: für jedes beliebige b kann a berechnet werden (2 zugehörige Werte) nach der Gleichung a=N-b und

$$N = b \; (1+\lambda) + \left(\frac{\lambda}{2} \cdot \chi^2\right) \pm \sqrt{b} \; (\overline{1+\lambda}) \; (\overline{\lambda} \cdot \chi^2) + (\overline{\lambda} \cdot \overline{\chi}^2)^{\overline{2}} \; .$$

Diese Berechnungen sind statistisch nicht einwandfrei, da der Unterschied zwischen der Häufigkeitsverteilung bei Kontrollen oder bei Versuchen nicht nur durch Unterschiede der Mittelwerte (wenn Mutationen auftraten), sondern auch der Streuungen bewirkt wird. Die hier angewandte Berechnung stellt also nur einen behelfsmäßigen Versuch zur Schätzung der Mutationshäufigkeiten dar.

Tabelle 6. Häutigkeiten außerhalb der 220,05-Kurve.

	Vitalität klei	ner als normal	Total	Vitalität größer
	Total (letal, semiletal und subvital)	Letalfaktoren subtrahiert (semiletal und subvital)		
	%	%	%	%
		2. Chromosom.		
Kontrolle	1,6	1,6	4,3	2,7
Dosis T_1	20,9	6,3	22,4	1,5
T_2^-	42,1	9,9	43	0,9
$egin{array}{cccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	48,9	13,0	49,4	0,5
		X-Chromosom.	•	

Auszählungen I, II und IIa; t-Test zur Beurteilung des Unterschiedes zwischen Versuch und Kontrolle.

Kontrolle I II IIa	$\left\{egin{array}{c} 4,7 \ 2 \ 4,2 \end{array} ight\} \left[egin{array}{c} ext{Mittel} \ 3,6 \end{array} ight]$	$\left \begin{array}{c} 4,5 \\ 1,8 \\ 3,9 \end{array}\right \left \begin{array}{c} \text{Mittel} \\ 3,4 \end{array}\right $	Mittel 6,5	$\left\{\begin{array}{c} 1,1\\ 2,6\\ 4,8 \end{array}\right\} \left[\begin{array}{c} \text{Mittel}\\ 2,8 \end{array}\right]$
Dosis T_1 I II IIa	$ \begin{array}{c} 10,9 \\ 8,7 \\ 11,5 \end{array} \right\} \begin{array}{c} \text{Mittel} \\ 10,4 \end{array} $	$\left[\begin{array}{c} 6,3 \\ 4,3 \\ 6,9 \end{array}\right] \begin{array}{c} \text{Mittel} \\ 5,8 \end{array}$	Mittel 11,9	$\left[\begin{array}{c} 1,1\\ 1,3\\ 2,2 \end{array} \right] \begin{array}{c} \text{Mittel} \\ 1,5 \end{array}$
$\stackrel{t}{P}$		2,24 0,956		1,15 0,83
$\begin{array}{cccc} \text{Dosis} & T_2 & \text{I} \\ & \text{II} \\ & \text{IIa} \end{array}$	$\begin{bmatrix} 18 \\ 15,4 \\ 17,3 \end{bmatrix} \begin{array}{c} \text{Mittel} \\ 16,9 \end{array}$	$ \left \begin{array}{c} 5,0 \\ 4,9 \\ 5,9 \end{array} \right \left \begin{array}{c} \text{Mittel} \\ 5,3 \end{array} \right $	Mittel 18,6	$\begin{bmatrix} 2,8 \\ 1,4 \\ 0,9 \end{bmatrix}$ Mittel $\begin{bmatrix} 1,7 \end{bmatrix}$
$\stackrel{t}{P}$		2,33 0,96		1,37 0,87
$\begin{array}{cccc} \text{Dosis} \ T_3 & \text{I} \\ & \text{II} \\ & \text{IIa} \\ & t \end{array}$	$\left. egin{array}{c} 21,1 \\ 19,1 \\ 24 \end{array} ight\} \begin{array}{c} \text{Mittel} \\ 21,4 \end{array}$	$\left.\begin{array}{c} 7,2\\ 7,1\\ 9,6 \end{array}\right\} \left \begin{array}{c} \text{Mittel}\\ 8,0 \end{array}\right $	Mittel 23,7	$\left.\begin{array}{c} 4,0\\ 1,0\\ 1,8 \end{array}\right\} \left \begin{array}{c} \text{Mittel}\\ 2,3 \end{array}\right $
$\stackrel{t}{P}$		0,993		$0,357 \\ 0,63$

bleiben n'=n-m Nichtmutationen. Davon haben y einen Winkelwert φ über φ_0 , und mindestens x'=n'-y=x-m einen Winkel unter φ_0 . Es wurde nun m so bestimmt, daß $\frac{x'}{n'}-\frac{x_0}{n_0} < g \cdot \sigma;$ für g wurden 2 Werte gewählt (g^2 entspricht χ^2), so daß die Wahrscheinlichkeit einer rein zufälligen Überschreitung: 1. nach einer Richtung 1% ist, nach beiden Richtungen zusammen also 2%: $g_{0.02}=2,326$, und 2. im Total 5% beträgt, $g_{0.05}=1,96$. Die Streuung der Differenz $\frac{x'}{n'}-\frac{x_0}{n_0}$ ist durch $\sigma^2=\frac{p\,q}{n'}+\frac{p\,q}{n_0}$ gegeben, wobei p und q unter der Annahme berechnet werden, daß die Differenz rein zufällig ist: $p = \frac{x_0 + x'}{n_0 + n'}$, $q = \frac{y_0 + y'}{n_0 + n'}$ und p+q=1.

Es ergaben sich jedoch nur Resultate bei den Serien mit größerer Anzahl Mutationen, nämlich für das X-Chromosom in der Serie mit der höchsten Bestrahlungsdosis ${\cal T}_3$ und für das 2. Chromosom in den Serien mit Dosis T_2 und T_3 . Um die kleineren Mutationshäufigkeiten in den anderen Serien zu erfassen, war die Zahl der geprüften Chromosomen zu klein.

So wurden folgende Anzahlen vitalitätsvermindernder Mutationen errechnet (letal =Vitalität kleiner 3%):

	g _{0,02}	g _{0,05}	Letal	Total
X-Chromosom ($\varphi_0=45^\circ$), Dosis T_3 2. Chromosom ($\varphi_0=43^\circ$), Dosis T_2 Dosis T_3	$14 \\ 25 \\ 75$	20 33 78	62 131 140	425 436 406

Der Vergleich der so berechneten Anzahl der vitalitätsvermindernden Mutationen mut den Letalen zeigt, daß letztere 2—3mal häufiger zu sein scheinen.

Experiment B.

Für dieses Experiment wurden die gleichen Kreuzungen durchgeführt wie für Experiment A. Jedoch wurde die \mathbf{F}_2 in größeren Futterflaschen gezüchtet und nicht ausgezählt. Aus jeder \mathbf{F}_2 -Flasche wurden 10 (Dosis T_3) oder 20 (Dosis T_2) Geschwisterpärchen, die in bezug auf die bestrahlten Chromosomen genetisch identisch sind, angesetzt. In der F_3 wurden so je 10 bzw. 20 Werte für Auszählung II. Ha und III erhalten. II und IIIa wurden wieder entsprechend ihren Kontrollmittelwerten korrigiert und das gewogene Mittel bestimmt. Für alle Berechnungen

		Mittel- wert	Vitalitäts- stufe
1. Beispiel		95 ± 3,9%	supervital .
2. Beispiel 0000 0000 0000 00000 00000	0 .	82 ±2,2%	normal Kontrolle
3. Beispiel	•	66,5±3,5%	subvita/
4. Beispie/		32 ± 4,5%	semiletal .
5. Beispiel		1,1±0,2%	semiletal .
0 10 20 30 40 50 60 70 80 90 ;	100 110 120 V	italitäts-%	

Abb. 8. Experiment B. Beispiele. Streuung der 20 Einzelauszählungen für die Vitalitätsbestimmung eines geprüften Chromosoms. Bewertung entsprechend Total jeder Einzelauszählung: 2. Chromosom, $\circ\circ\circ\circ$ Kontrollen, $\circ\circ\circ$ Bosis T_3 ; $\circ\circ\circ$ Einzelauszählungen mit Vitalität 0 %.

wurde die Winkeltransformation durchgeführt. Die Bewertung wurde entsprechend dem Total jeder Auszählung gewählt. Die Durchführung der Bewertung ist hier statistisch gerechtfertigt und einwandfrei, da sie nur innerhalb jeder Gruppe von 10 bzw. 20 Einzelauszählungen, die genetisch einheitliche Grundlagen besitzen, angewendet wird. Die 10 oder 20 Auszählungen sind in diesem Fall Beispiele aus einer statistischen Grundgesamtheit, und ihre Streuung ist um so größer, je kleiner die betreffenden Einzelauszählungen sind. Die Verteilung von Einzelwerten ist für einige Beispiele im Diagramm der Abb. 8 (oben) dargestellt. So konnte für jedes getestete Chromosom Mittelwert und Streuung des Vitalitätsverhältnisses berechnet werden.

Kontrollmittelwerte. In der Serie mit mittlerer Bestrahlungsdosis wurden 10 Kontrollehromesomen (je 20 Auszählungen), in der Serie mit höchster Dosis 13 Chromosomen (je 10 Auszählungen) getestet. Die Gesamtmittelwerte wurden

aus diesen 200, bzw. 126 Einzelwerten berechnet und ergaben (in Prozent umgerechnet):

Dabei zeigte sich, daß der Gesamtmittelwert einen kleineren

mittleren Fehler aufweist als fast alle Einzelmittelwerte der Auszählungen eines bestimmten Chromosoms. Dies bestätigt, daß die Kontrollen eine einheitliche Gruppe bilden.

Für alle getesteten Versuchschromosomen (ca. 100 mit Dosis T_2 , ca. 80 mit Dosis T_3) wurde die Abweichung vom Kontrollmittelwert (M_0) berechnet

Tabelle 7. Experiment B. Wahrscheinliche Häufigkeit von Mutationen.

*				-		
	Letal %	Semiletal %	Subvital %	(Normal)	Supervital %	(Total) absolute Anzahl
		P = 0.9	 5.			
X-Chromosom		1				
Dosis T_2	5,0		16,0	(78,0)	1,0	(100)
$ec{T_3}$	16,7	10,7	6,0	(65,5)	1,2	(84)
2. Chromosom						
Dosis T_2	16,2	9,6	17,1	(56,2)	1,0	(105)
T_3	34,6	11,1	14,8	(38,3)	1,2	(81)
		P = 0.99	9.			
X-Chromosom		1		[
Dosis $T_2 \dots \dots$	5,0		4,0	(91,0)		
T_3	21,4	6,0	5,6	(67,0)		
2. Chromosom						
Dosis T_2	19,5	6,7	7,6	(66,2)		
T_3	40,7	4,9	7,4	(47,0)		

(Differenz $D=M_0-M$) und der zugehörige mittlere Fehler der Differenz $m_D=\sqrt{m^2+m_0^2}$ bestimmt (m= mittlerer Fehler $\frac{\sigma}{\sqrt{n}}$, $m_0=$ mittlerer Fehler des Kontrollmittelwertes M_0).

In Abb. 9 und 10 sind alle Fälle eingetragen mit Mittelwert (Abszisse) und m_D (Ordinate). Ausschlaggebend dafür, ob eine Abweichung als statistisch gesichert betrachtet werden kann, ist das Verhältnis der Differenz $D:m_D$. Die Grenzwerte $D=2\cdot m_D$ (P=0.95) und $D=3\cdot m_D$ (P=0.996) bilden 2 Geraden, je zu beiden Seiten des Kontrollmittelwertes. Fälle mit schwach gesicherter Abweichung vom Kontrollmittelwert liegen zwischen beiden Geraden, solche mit stark gesicherter Abweichung außerhalb der $3\cdot m_D$ -Geraden. Für Werte kleiner als 50% Vitalität wurde entsprechend untersucht, ob die Abweichung von letal gesichert sei.

Die Genauigkeit ist infolge der doppelten Zahl von Einzelauszählungen für die Serie der Dosis T_2 (Abb. 9) bedeutend größer. Es können im besten Fall schon Abweichungen von 6—8% gesichert werden, und fast alle Fälle, deren Abweichung statistisch nicht erfaßbar (zum großen Teil eben nur zufällig, wo keine Mutationen aufgetreten sind) ist, liegen (beim 2. Chromosom) im Bereich \pm 8% um den Kontrollmittelwert.

Die Mutationshäufigkeiten, die in Tabelle 7 zusammengestellt sind, können deshalb für die beiden Serien (Dosis T_2 und T_3) nicht direkt verglichen werden. Es zeigen sich hier bei beiden Serien im 2. und im X-Chromosom einige Fälle mit erhöhter Vitalität, die jedoch auch zufallsmäßig in der Häufigkeit von 1-2% erwartet werden müssen, nämlich $2^{1/2}\%$ der Fälle ohne Mutation (deren Mittelwerte mit dem Kontrollwert verglichen und entsprechend der 95%-Grenze beurteilt werden).

IV. Ergebnisse.

Die Zusammenstellung Tabelle 8 (S. 528) enthält alle Werte, die nach den vorschiedenen Methoden aus den beiden Experimenten als Mutationshäufigkeit errechnet wurden. Die Berechnung der Häufigkeit von Mutationen mit Ver-

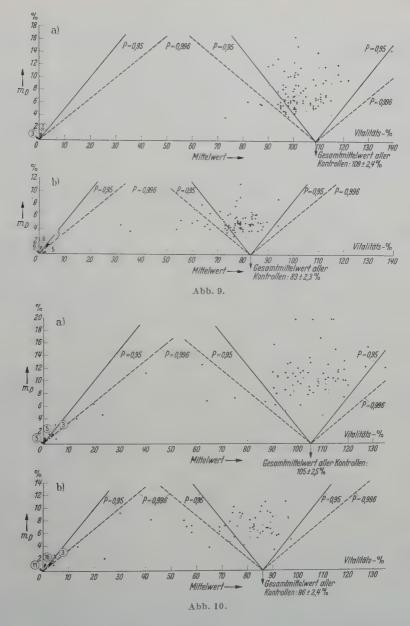


Abb. 9 u. 10. Experiment B, Punktdiagramm aller berechneten Mittelwerte M (Abszisse) und der zugehörigen mittleren Fehler der Differenz vom Kontrollmittelwert m_D (Ordinate) zur Beurteilung der wahrscheinlichen Abweichung von normal oder letal. —— P=0.95 Grenzgerade, Differenz vom Kontrollmittelwert (bzw. 0%) zweimal so groß wie m_D . Mittelwerte außerhalb wahrscheinlich abweichend. —— P=0.996 Grenzgerade, Differenz D dreimal so groß wie m_D . Fälle außerhalb mit statistisch gesicherter Abweichung. (2), (8, 5, 46: Anzahl getesteter Chromosomen mit sozusagen gleichen Mittelwerten sehr nahe bei 0%; (3), (9), (5), (11: Zahl der geprüften Chromosomen mit genau 0% Vitalität, wenn außerhalb angeschrieben. oooo Kontrollen, —— bestrahlte Chromosomen. Abb. 9: Dosis T_2 , Mittelwerte aus je ca. 20 Zuchten (wenige Ausnahmen aus 17—19 Zuchten). a X-Chromosom, b 2. Chromosom. Abb. 10: Dosis T_3 . Mittelwerte aus 10 Zuchten (selten 8—9 oder 11). a X-Chromosom, b 2. Chromosom.

minderung der Vitalität ist hier nach Subtraktion der Letalen durchgeführt. um eine gemeinsame Vergleichsbasis zu schaffen (unabhängig von der absoluten Größe der Letalmutationsraten, die von Bestrahlungsdosis und Chromosomenlänge abhängig variiert, vgl. S. 519).

Tabelle 9 (S. 529) gibt die Häufigkeiten bei normaler Prozentberechnung (inklusive Letale); diese Werte sind für die Beurteilung der Gesamtmutationsrate

Tabelle 8. Induzierte Mutationshäufigkeiten, berechnet nach den verschiedenen Methoden. Zusammenstellung.

Prozentberechnung der Mutationen mit verminderter Vitalität nach Subtraktion der Letalen.

	Letalfa	ktoren		nen mit er Vitalität						
	X-Chro- 2. Chro- mosom mosom		X-Chro- mosom	2. Chro- mosom						
•	Experiment A.									
	nsformation	, ohne Be	wertung:							
Dosis $T_1 \dots T_2 \dots T_3 \dots$	5,4 11,4 16,3	13,7 29,0 34,0	3,9 5,4 10,3	7,6 $20,3$ $27,9$						
b) Aus der V	(Ber	wertung):								
Dosis $T_1 \dots T_2 \dots T_3 \dots$	4,0 11,0 14,2	12,2 27,5 34,0	5,5 6,6 11,7	5,6 17,2 25,2						
c) Aus den H	äufigkeiten	außerhalb	$\operatorname{der} \gamma^2_{0.05}$	Kurve.						
Dosis $T_1 \dots T_2 \dots T_3 \dots$	4,6 11,6 13,4	$\begin{array}{c} 14,6 \\ 32,2 \\ 35,9 \end{array}$	2,5 2,3 5,3	5,5 12,2 19,3						
	Expe	eriment B								
mit	Wahrsche	inlichkeit	P = 0.95.							
Dosis $T_2 \dots T_3 \dots$	5,0 16,7	16,2 34,6	16,8 20,0	31,8 39,6						
mit	Wahrschei	nlichkeit 1	P = 0.996.							
Dosis $T_2 \dots T_3$	5,0 21,4	19,5 40,7	4.2 12,1	17,6 20,8						
infolge der P	roportions	lität orm	ontota. T	7						

zu verwenden, wie auch für den Vergleich mit entsprechend berechneten Werten anderer Arbeiten.

1. Dosisabhängigkeit der Mutationsrate

Es wurden zur Mutationsauslösung verschiedene Dosen von Röntgenstrahlen gewählt, um festzustellen, wie die Mutationsrate der verschiedenen Typen von Vitalitätsmutationen von der Strahlenmenge abhängt.

Aus den in der Zusammenstellung (Tabelle 8, 1. Kolonne, Experiment A) angegebenen Werten ist ersichtlich, daß die Häufigkeit der Letalfaktoren mit steigender Dosis zunimmt, und zwar beim X-Chromosom eher etwas mehr als proportional zur Dosis. Für das 2. Chromosom ist die Übereinstimmung mit der

infolge der Proportionalität erwarteten Exponentialkurve recht gut (Wert für mittlere Dosis liegt etwas zu hoch).

Die Häufigkeit der Mutationen mit verminderter Vitalität nehmen ebenfalls ungefähr proportional zur Dosis zu. Die Werte für das 2. Chromosom zeigen deutlich, aber statistisch nicht gesichert, ein rascheres Ansteigen [obschon aus folgenden Gründen gerade das Gegenteil zu erwarten wäre: 1. Letalfaktoren auf dem gleichen Chromosom überdecken eine Vitalitätsmutation (durch Prozentberechnung nach Subtraktion der Letalen wird die dadurch entstehende Verfälschung der Resultate korrigiert). 2. Zwei Semiletale auf dem gleichen Chromosom können einen Letalfaktor vortäuschen, da z. B., wenn 2 Faktoren von 10% Vitalität vorhanden sind, die Lebenswahrscheinlichkeit nur noch 1% beträgt. 3. Außerdem können wie bei Letalfaktoren mehrere Vitalitätsmutationen auf dem gleichen Chromosom nicht einzeln festgestellt werden].

Die Dosisabhängigkeit der Mutationsrate ist also für letale und vitalitätsvermindernde Mutationen, bei X- und 2. Chromosom entsprechend, und zwar steigt die induzierte Mutationshäufigkeit ziemlich genau proportional zur Bestrahlungsdosis an.

2. Vergleich der Häufigkeit von Letalmutationen mit der Häufigkeit von Semiletalen + Subvitalen.

Da die Bestimmung der Letalmutationsrate weitaus am einfachsten ist und gewöhnlich zur Prüfung der mutagenen Wirkung bestimmter Agentien durch-

geführt wird, ist es wünschbar, das Verhältnis der Häufigkeiten der verschiedenen Typen von Vitalitätsmutationen zu kennen, um daraus die Gesamtmutationsrate beurteilen zu können.

Experiment A.

Wie aus der Zusammenstellung (Tabelle 9, Vergleich von 1. mit 2. und von 3. mit 4. Kolonne) ersichtlich ist, beträgt die Häufigkeit von Mutationen, die eine verminderte Vitalität (Abweichung mehr als 20%) aufweisen, $\frac{1}{13}$ — $\frac{2}{3}$ der Letalmutationsrate.

Die experimentelle Anordnung und statistische, Auswertung dieses Experimentes entspricht, wie oben (S. 511) erwähnt, ziemlich genau derjenigen in Tramofeéffs Arbeit (1935). Die Resultate stimmen jedoch nicht überein. Timo-

Tabelle 9.

Induzierte Mutationshäufigkeiten. Zusammenstellung.

"Normale" Prozentberechnung (einschließlich Letale, s. S. 528).

X-Chromosom		2. Chromosom	
letal %	ver- minderte Vitalität %	letal %	ver- minderte Vitalität %

Experiment A

a) Aus der Verteilung auf Klassen von 3° nach Winkeltransformation ohne Bewertung:

Dosis	T_1 .	5,4	3,7	13,7	5,1
	T_2 .	11,4	4,5	29,0	11,5
	T_{\circ} .	16,3	8,2	34,0	15,0

b) Aus der Verteilung auf Vitalitätsklassen von 10% (Bewertung):

Dosis	T_1		4,0	5,2	12,2	4,7
	$T_2^{\tilde{z}}$		11,0	6,0	27,5	12,7
	T_3^2		14,2	10,1	34,0	17,0

c) Aus den Häufigkeiten außerhalb der $\chi^2_{\ 0.95}\text{-Kurve}\colon$

Dosis	T_1 .	4,6	1	2,4	14,6	4,7
	T_2 .	11,6		2,0	32,2	8,3
	T_3 .	13,4	1	4,6	35,9	12,4
	- 3	,	1			

Experiment B

mit Wahrscheinlichkeit P = 0.95:

Dosis				16,0 16,7	16,2 34,6	26,7 $25,9$
		mit	Wahrsche	inlichkeit	P = 0.996:	
Dogia	T	1	5.0	4.0	1 19,5	14,3

10,6

40.7

FEÉFF erhält etwa doppelt so viele Mutationen mit verminderter Vitalität (Abweichungen über 15%), also bedeutend mehr als in vorliegenden Versuchen.

 T_3^2 . . . 21,4

Ein Unterschied in der Versuchsanordnung (vgl. S. 517) liegt darin, daß Timofefff Zuchten mit kleinen Aufwachszahlen ausschloß (um möglichst gleiche Anzahlen zu erhalten, wurden die Pärchen so lange umgesetzt, bis eine bestimmte Größe der Nachkommenzahl erreicht wurde; diese stimmt etwa mit den mittleren Anzahlen in vorliegender Untersuchung überein). Infolge dieses Vorgehens sind möglicherweise relativ viele Letalfaktoren (z. B. jene mit gewissem Dominanzeffekt) ausgeschlossen worden (Tabelle 3, S. 521, zeigt für diese Untersuchung, daß der Prozentsatz von Letalfaktoren in Zuchten mit kleinsten Nachkommenzahlen durchwegs extrem groß ist). Der Prozentsatz der Letalmutationen ist bei

Timofeéff in der Tat ziemlich niedrig (12—13% bei 6000 r, während Timofeéff selber (1934) angibt, daß (aus den Ergebnissen verschiedener Forscher berechnet) für 6000 r 15,6 \pm 1,78% erwartet werden.

Dies kann jedoch den großen Unterschied zwischen den Resultaten in Timo-FEÉFFs und vorliegender Arbeit bei weitem nicht erklären. Eine weitere mögliche Annahme wäre, daß die beiden verwendeten Fliegenstämme verschiedene Verhältnisse in bezug auf die Mutabilität von Vitalitätsgenen aufweisen.

Experiment B.

Dieses Experiment entspricht weitgehend den Versuchen von Kerkis (1938). Dieser züchtete genetisch gleiche Tiere sowohl mit als auch ohne "overcrowding" so daß sich 2 Serien von Vitalitätsbestimmungen ergaben. Zum Vergleich mit vorliegender Arbeit, deren Zuchten schwaches Overcrowding aufwiesen, wurde ungefähr das Mittel der beiden Serien verwendet. Kerkis berechnete Mittelwert und Streuung des Vitalitätsverhältnisses, und zwar für etwa die Hälfte der Fälle aus Auszählungen in einer Generation, für die andere Hälfte, viel genauer, aus Auszählungen über 3—11 Generationen (vgl. S. 511). Leider sind keine getrennten Angaben vorhanden, sondern es sind "as in both these groups the data obtained were essentially the same" nur die aus beiden Gruppen summierten Häufigkeiten angegeben. Es ist dies erstaunlich, da bei größerer Genauigkeit kleinere Abweichungen (also mehr Mutationen) statistisch erfaßbar sind, wie es sich auch in der vorliegenden Arbeit zeigt (s. unten). Es fehlen auch Angaben über die absoluten Werte von Mittel und Abweichungen, so daß die Genauigkeit nur ungefähr beurteilt werden kann.

MULLER gibt jedoch an (1950, S. 34; wie oben S. 510 erwähnt). "that in the experiments referred to the counts were large enough for only those detrimental mutations which caused a lowering of survival of some 15% or more to be perceptible." Dies würde etwa der Genauigkeit der 10er-Serie (Dosis T_3) in diesem Experiment entsprechen, während die große Anzahl der schwach gesicherten Subvitalen der genaueren 20er-Serie (Dosis T_2) durchwegs Abweichungen von weniger als 15% aufweisen.

Kerkis gibt nur die Zahl der stark gesicherten Fälle an und erhält so etwa 12,5% "Semilethals" bei etwa 10,5% Letalen, also ein Verhältnis von etwa $1^1/_4$. Der entsprechende Wert aus vorliegender Arbeit beträgt rund $^4/_5$ (so berechnet, daß ebenfalls nur die Abweichungen über 15% erfaßt werden, nämlich: Werte bei 99%-Grenze von der 20er-Serie mit Dosis T_2 , und Mittelwert aus Häufigkeit bei 95%- und 99%-Grenze für 10er-Serie mit Dosis T_3). Auch hier zeigt sich also eine kleinere Häufigkeit von Vitalitätsmutationen (im Bereich der Vitalität kleiner 85%) als in den schon bekannten Versuchen von Kerkis.

Getrennt zu betrachten sind die Werte für die genauere Serie (Dosis T_2) mit 95%-Grenze, wo Mutationen, die die Vitalität herabsetzen, gut 2mal so häufig sind wie Letalmutationen. Wie aus dem Diagramm (Abb. 9, S. 527) ersichtlich ist, werden dabei Vitalitätsmutationen mit geringen Abweichungen erfaßt (6 bis 15%), deren Zahl hier offenbar bedeutend ist (vgl. S. 526). Außerdem fällt auf, wie viele jener Fälle, deren Abweichung nicht gesichert ist, kleineren Durchschnitt als den Kontrollmittelwert aufweisen. Es liegen nämlich etwa doppelt so viele Minus- wie Plus-Abweichungen vor, so daß die Hälfte der ersteren als wahr-

scheinlich genetisch bedingt betrachtet werden kann. Genau dasselbe stellt Kerkis fest, und gewinnt daraus seine hohe Schätzung der Häufigkeit von "detrimentals" (als insgesamt mehr als 3mal so groß wie die Letalmutationsrate).

Sehr viel schwächer ausgeprägt zeigt sich dasselbe in vorliegender Arbeit für die 10er-Serie mit Dosis T_3 ; trotz der höheren Dosis sind hier also weniger schwachsubvitale feststellbar, und zwar gleichmäßig für beide Chromosomen. Um zu beurteilen, ob die verschiedene Genauigkeit diesen Unterschied erklärt, oder ob wirklich bei höherer Dosis relativ weniger Vitalitätsmutationen mit

schwacher Wirkung auftreten, müßte diese Serie mit größerer Genauigkeit wiederholt werden.

Bei gesamthafter Beurteilung aller Experimente der vorliegenden Arbeit kann also festgestellt werden, daß Semiletale und Subvitale mit Abweichungen von mehr als 15% etwa ³/₄mal so häufig auftraten wie Letalfaktoren. Die genaueste Serie zeigt außerdem eine wahrscheinliche Mutations-

Tabelle 10. Verhältnis der Mutationsrate des 2. zu derjenigen des X-Chromosoms (berechnet aus Tabelle 8, S. 528).

	Letal- mutationen	Mutationen mit verminderter Vitalität
Experiment A, a) $T_1 \dots$	2,5	2,0
$T_2 \cdot \cdot \cdot \mid$	2,5	3,7
T_3	2,1	2,7
b) $T_1 \dots$	3,1	1,1
$\overline{T_2}$	2,5	2,6
T_3	2,5	2,2
c) T_1	3,2	2,2
T_2	2,8	5,3
T_3	2,7	3,6
Experiment B, P=0,95		
T_2	3,2	1,9
T_3^2	2,1	2,0
Mittelwert	2,65	2,66

häufigkeit für Subvitale mit Abweichungen von etwa 6—15%, die ungefähr der Letalrate entspricht (und bietet überdies noch Anzeichen für schwächer subvitale Mutationen in größerer Zahl, die bei den anderen Serien nicht festgestellt werden konnten).

3. Vergleich des Verhältnisses der Häufigkeit von vitalitätsvermindernden zu letalen Mutationen bei X- und 2. Chromosom.

Rezessive Mutationen auf dem Geschlechtschromosom kommen im Männchen sofort zur Auswirkung und werden deshalb viel stärker der Selektion unterworfen als rezessive Mutationen auf den Autosomen. Es wäre denkbar, daß sich dadurch auf dem X-Chromosom besondere, stabilere Verhältnisse herausbildeten als auf den anderen Chromosomen.

Ein Vergleich der entsprechenden Werte (Zusammenstellung Tabelle 8, S. 528) zeigt jedoch, daß nach den Ergebnissen dieser Versuche kein solcher Unterschied festzustellen ist. Dies steht im Gegensatz zu Ergebnissen von Berg (1937), der (allerdings an kleinem Material) Anzeichen dafür fand, daß im X-Chromosom semiletale Mutationen häufiger seien als letale, im 2. Chromosom umgekehrt (vgl. S. 511).

4. Verhältnis der Mutationshäufigkeiten des 2. und des X-Chromosoms.

Es stellt sich die Frage, ob Gene verschiedener Labilität mit Einfluß auf die Vitalität gleichmäßig über das ganze Genom verteilt sind. Wenn dies der Fall ist, werden die Mutationshäufigkeiten dem Längenverhältnis der Chromosomen

ungefähr entsprechen, wie für Letalmutationen festgestellt wurde (Рьоцен und Сныр 1937).

Aus entsprechenden Werten (Tabelle 8) wurden die in Tabelle 10 (S. 531) dargestellten Werte für das Verhältnis der Mutationshäufigkeit des 2. zu derjenigen des X-Chromosoms berechnet.

Beide Typen von Vitalitätsmutationen zeigen also (zufällig genau) den gleichen durchschnittlichen Wert von 2,65 als Verhältnis der Mutationsrate des 2. und des X-Chromosoms; er stimmt auch sehr gut mit jenem von Plough und Child (1937) errechneten Verhältnis überein, das 2,7 beträgt und ungefähr dem Längenverhältnis der genetisch aktiven Teile der beiden Chromosomen entspricht. Es gilt also für alle Vitalitätsmutationen, daß die Mutationsrate der verschiedenen Chromosomen den Größen ihrer genetisch aktiven Teile proportional ist (d. h., daß die entsprechenden Gene in relativ gleicher Häufigkeit im X- wie im 2. Chromosom vorhanden sind).

V. Zusätzliche Feststellungen.

1. Weiterzucht von Semiletalen von Experiment A.

Da bei Experiment A alle Auszählungen nur Einzelwerte sind, und ein abweichendes Vitalitätsverhältnis infolge einer Mutation nicht von einem zufällig (durch Streuung) entstandenen unterschieden werden kann, wurde bei einer Reihe von auffällig stark abweichenden Verhältnissen versucht, durch weitere Auszählungen die genetische Grundlage zu ermitteln. 23 in der F_3 als semiletal klassierte Fälle wurden weitergezüchtet und in mehreren Zuchten das Vitalitätsverhältnis in der F_4 ausgezählt. Etwa die Hälfte dieser 23 Fälle hatte in der F_3 nur wenige "Durchbrenner" gezeigt (Vitalität unter 5%), die übrigen eine Vitalität zwischen 5 und 50%. Die genaueren Bestimmungen nach den Auszählungen in der F_4 erwiesen von diesen 23 Fällen 3 als letal, 1 als normal und 18 als semiletal. In einem Fall zeigten die verschiedenen Zuchten in der F_4 ganz verschiedene Verhältnisse, nämlich: 1. Zucht: Vitalität normal, 120%, 2. Zucht: letal, 0%, 3. und 4. Zucht: semiletal, 7,5% und 30% Vitalität. Es könnte sich hier um einen Fall eines "mosaic-lethals" (im Sinne von Auerbach 1947) handeln.

Aus diesen Weiterzuchten ist ersichtlich, daß bei der Größe der vorhandenen Auszählungen stark abweichende Verhältnisse in den Einzelauszählungen meist den genetischen Grundlagen entsprechen und selten zufallsbedingt sind.

2. Lethalclusters.

Wenn mehrere Letalfaktoren des 2. Chromosoms beim selben Männchen auftraten, wurden sie untereinander ausgekreuzt und auf Identität geprüft. 109 solche Testkreuzungen ergaben nur einen Fall, bei dem keine +/+-Tiere auftraten (da gerade hier das zur Kreuzung verwendete Weibehen nicht mit Sicherheit unbefruchtet war, ist auch in diesem Fall Identität nicht bewiesen). Es zeigt sich also, daß sich bei der gewählten Versuchsanordnung keine Lethalclusters bildeten, die das Bild der festgestellten Mutationshäufigkeiten hätten verfälschen können.

3. Translokationen.

In einigen Fällen, vor allem bei der Serie mit höchster Bestrahlungsdosis, zeigten sich ungewöhnliche Aufspaltungsverhältnisse, die durch die Annahme einer Translokation zwischen dem X- und dem 2. Chromosom erklärt werden können.

Es konnten zwei Typen unterschieden werden: a) Translokation homozygot letal: b) Translokation homozygot vital. Ihre Häufigkeit in den Serien verschiedener Bestrahlungsdosis war folgende: (Tabelle 11).

Als Dosisabhängigkeit zeigt sich hier also eine Zunahme, die rascher als proportional zur Dosis im Quadrat vor sich geht. Da es sich um kleine Zahlen handelt, kann die Abweichung der für Translokationen allgemein festgestellten Gesetzmäßigkeit (Häufigkeit proportional zur Dosis

Tabelle 11.						
	T ₁ %	T 3 %	T ₃ %			
Typus a Typus b	0,25	1,4	2,9 2,6			
			total 5,5			

hoch $^3/_2$) zufällig sein (die Prozentwerte sind berechnet aus beiden Experimenten zusammen und beziehen sich also für jede Dosis auf 400-600 geprüfte Chromosomen).

4. Allgemeinvitalität in den Serien verschiedener Bestrahlungsdosis.

Die Dauer der Eiablage wurde, wie oben (S. 514 und 517) erwähnt, limitiert und für Kontrollen und Versuchszuchten genau gleich gehalten. Deshalb gibt der Vergleich der Nachkommenzahlen gewissen Aufschluß über die Wirkung der Bestrahlung auf die Allgemeinvitalität (im weiteren Sinne) bei diesen Zuchten (Fertilität, Fekundität, dominante Vitalitätsmutationen usw.).

Vor allem fiel auf, daß die Nachkommenzahlen in der F_1 bei Versuchszuchten viel kleiner waren als bei Kontrollen, namentlich nach Bestrahlung mit Dosis T_2 und T_3 . Für einen genaueren Vergleich wurde in einigen Serien die Zæhl der Nachkommen jedes P_1 -Männchens (je 50 Männchen nach Bestrahlung mit Dosis T_2 und T_3 und 20 Kontrollmännchen) bestimmt (Eiablage 2mal 2 Tage). Aus diesen Zahlen ergab sich, daß die Nachkommenzahl der mit Dosis T_2 bestrahlten Männchen durchschnittlich 25—30%, bei Dosis T_3 nur etwa 6—9% der Anzahl bei Kontrollen betrug.

Wieweit diese Verminderung der absoluten Nachkommenzahl von somatischen Defekten der bestrahlten Männchen (Fekundität), wieweit von der genetischen Konstitution der F_1 (dominante Mutationen) abhängt, wurde nicht untersucht.

Ein Vergleich der Mittelwerte der absoluten Anzahl Cy/+-Tiere in den verschiedenen Serien der ${\bf F}_3$ (je 50—70000 Tiere) ergab folgendes:

Kontr	olle	durchschnittlich	150	Cy/+-Tiere
Dosis	T_1	,,	136	2.5
Dosis	T_z	5.5	130	22
Dosis	T_{\circ}		124	

Nach einer Korrektur, welche den Ausfall eines Teiles der Cy-Tiere beim Vorhandensein von rezessiven Letal- oder Semiletalmutationen auf dem X-Chromosom (maximale Schätzung) berücksichtigt, ergeben sich folgende Werte:

Die gleichmäßige Abnahme dieser Anzahlen mit zunehmender Dosis kann durch das Auftreten von dominanten Fertilitäts- oder Vitalitätsmutationen oder gewissen Dominanzeffekten der rezessiven vor allem der letal wirkenden (Stern und Novitski 1948) Vitalitätsmutationen erklärt werden. Auch rezessive Mutationen auf dem 3. Chromosom werden nach der Auskreuzung in der F_3 teilweise homozygot vorhanden sein und gewissen Ausfall bewirken.

5. Auskreuzung mit wiederholt aufgetretenen Phenol-Letalfaktoren.

Für die Auslösung von Mutationen mit Phenol war von Niggli (1946) und Hadorn, Bertani und Rosin (1949) teilweise derselbe *Drosophila*stamm verwendet worden, wie in vorliegender Arbeit. Es zeigte sich bei jenen Versuchen, daß einige Letalfaktoren mehrfach auftraten. Wenn es sich dabei um labile Gene des Stammes handelte, wäre es möglich, daß auch Röntgenstrahlen vorzüglich diese Mutationen auslösen würden. Deshalb wurden viele der erhaltenen Letalfatoren des 2. Chromosoms mit zwei Phenol-Letalfaktoren, wovon der eine 7-, der andere 3mal aufgetreten war, ausgekreuzt und auf Identität geprüft. 32 Test-kreuzungen mit dem ersteren und 84 mit dem andern ergaben keinen Fall von Identität. Es konnten also keine labile Gene aufgedeckt werden, die die wiederholt aufgetretenen Letalmutationen der Phenolversuche erklären könnten.

6. Mehrfach aufgetretene sichtbare Mutalionen (?).

Dreimal traten im X-Chromosom Flügelmutationen auf, die phänotypisch nicht unterschieden werden konnten (Testkreuzungen gelangen nicht, da die Männchen offenbar steril waren).

Zweimal wurde eine Augenfarbenmutation (ähnlich "garnet") im 2. Chromosom festgestellt. Auch hier konnte Identität nicht nachgewiesen werden, da eine der beiden Mutationen verlorenging; die andere zeigte bei Weiterzucht komplizierte Verhältnisse und pleiotropen Effekt auf Beinbildung mit schwacher Penetranz.

Zusammentassung.

- 1. Durch Röntgenbestrahlung wurden bei Männehen von Drosophila melanogaster Mutationen ausgelöst. Die bestrahlten Tiere wurden mit einem "Inversionsstamm" ausgekreuzt und in der F_2 und F_3 die verschiedenen Mendelklassen für das X- und das 2. Chromosom ausgezählt. So konnten durch Vergleich mit den Kontrollen Vitalitätsmutationen, die die Aufwachszahl beeinflussen, festgestellt werden. In einem 1. Experiment wurden für jede Dosis und Kontrollen je etwa 500 Chromosomen geprüft, indem 2—3 Paarzuchten ausgezählt wurden. Durch einen Gesamtvergleich mit den Kontrollen konnte auf die ungefähre Häufigkeit von Vitalitätsmutationen geschlossen werden. Im 2. Experiment wurden für 2 verschiedene Bestrahlungsdosen je etwa 100 Chromosomen einzeln genau untersucht, indem etwa 10 bzw. 20 Zuchten ausgezählt, ihr mittleres Vitalitätsverhältnis und die Wahrscheinlichkeit für eine systematische Abweichung vom Kontrollmittelwert bestimmt wurden.
- 2. Mutationen, die die Vitalität vermindern, traten in größerem Prozentsatz auf, dagegen konnten Supervitale zwar in geringem Prozentsatz festgestellt, aber nicht statistisch gesichert werden.
- 3. Zur Bestrahlung wurden 3 verschiedene Röntgendosen im Verhältnis 1:2:3 gewählt. Die Häufigkeit der Letalmutationen erwies sich für 2. und X-Chromosom als annähernd proportional mit der Strahlendosis zunehmend, desgleichen die Häufigkeit der vitalitätsvermindernden Mutationen. Für letztere zeigte sich zwar beim 2. Chromosom ein etwas rascheres Ansteigen, das aber statistisch nicht erfaßbar war.
- 4. Semiletale und stark subvitale Mutationen, die die Vitalität um mehr als 15% vermindern, traten etwa $^3/_4$ mal so häufig auf wie Letalmutationen; Vitalitätsmutationen mit Abweichungen von 6—15% wurden in einer Serie, die solche Bestimmungen erlaubte, etwa gleich häufig wie Letalmutationen festgestellt. In dieser Serie konnte überdies auf eine größere Anzahl von Mutationen mit noch schwächerer Wirkung geschlossen werden.

- 5. Es ergab sich kein Unterschied in bezug auf das Verhältnis von Letal- zu anderen Vitalitätsmutationen zwischen dem X- und dem 2. Chromosom.
- 6. Das Verhältnis der Mutationsraten des 2. zu der des X-Chromosoms betrug für Letal- und andere Vitalitätsmutationen gleichviel, durchschnittlich 2,6—2,7, was dem Längenverhältnis der genetisch aktiven Teile dieser beiden Chromosomen entspricht. Die Mutationen traten offenbar gleichmäßig über das ganze Genom verteilt auf.

Die Anregung zu vorliegender Arbeit verdanke ich meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. E. Hadden. Ihm möchte ich an dieser Stelle für die fördernden Ratschläge und das Interesse, mit dem er meine Arbeit stets verfolgte, meinen herzlichen Dank aussprechen. Es wurde mir mit diesem Thema Gelegenheit gegeben, die Kenntnisse und Erfahrungen, die ich im Institute of Animal Genetics in Edinburgh hatte erwerben können, zu verwerten.

Herrn Prof. Dr. K. Mather (Birmingham) verdanke ich wertvolle Angaben und Anleitung bei der statistischen Auswertung, ebenso Herrn Prof. Dr. A. Linder (Genf) und Herrn Prof. Dr. B. L. v. d. Waerden (Zürich). Für unentgeltliche Überlassung einer elektrischen Registrier-Rechnungsmaschine während mehrerer Wochen, die mir die Durchführung der statistischen Berechnungen mit größter Genauigkeit ermöglichte, danke ich der Firma Burroughes. Ebenso bin ich Herrn Prof. Dr. H. Schinz, der mir die Benützung des Röntgenapparates in der Abteilung für Röntgentherapie des Kantonsspitals Zürich gestattete, und Herrn Dr. Scherrer, der die Bestrahlung meiner Versuchstiere durchführte, zu Dank verpflichtet.

Literatur.

AUERBACH, C.: The induction by mustard gas of chromosal instabilities in Drosophila melanogaster. Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Sect. B 62, 307 (1947). — Berg, R. L.: The relative frequency of mutations in different chromosomes of Drosophila melanogaster. Genetics 22, 225, 241 (1937). — Hadorn, E.: Begriffe und Termini zur Systematik der Letalfaktoren. Arch. Klaus-Stiftg 24, 105 (1949). — Weitere Ergebnisse der "in vitro-Behandlung" von Drosophila-Ovarien mit Phenol. Pubbl. Staz. zool. Napoli 13, 32 (1950). — Hadorn, E., G. Bertani and S. Rosin: Ergebnisse der Mutationsversuche mit chemischer Behandlung von Drosophila-Ovarien in vitro. Proc. 8. Internat. Congr. of Genetics. Hereditas (Lund) Suppl. Vol. 256 (1949). — HADORN, E., u. H. ZELLER: Fertilitätsstudien an Drosophila melanogaster. I. Untersuchungen zum altersbedingten Fertilitätsabfall. Roux' Arch. 142, 276 (1943). - Kerkis, I.: Study of the frequency of lethal and detrimental mutations in Drosophila. Bull. Acad. Sci. URSS. 1938, 75. - Mather, K.: Statistical analysis in biology, 3. Aufl. London: Methuen 1949. — MULLER, H. J.: The effects of X-rays upon the hereditary material. Science of Radiology 1934. - Some present problems in the genetic effects of Radiation. J. Cellul. a. Comp. Physiol. 35, Suppl. 1, 9 (1950). — Niggli, H.: Mutationsversuche mit Chemikalien an Drosophila melanogaster. II. Wirkung von Phenol bei Behandlung von Larvenovarien in vitro, sowie nach Verfütterung und Eibehandlung. Genetica ('s-Gravenhage) 24, 1 (1946). — PLOUGH, H. H., and G. CHILD: Autosomal lethal Mutationfrequencies in Drosophila. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 23, 435 (1937). — Stern, C., and E. Novitzki: The viability of individuals heterozygous for recessive lethals. Science (Lancaster, Pa.) 108, 538 (1948). — TIMOFEÉFF RESSOVSKY, N. W.: The experimental production of mutations. Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 9, 411 (1934). — Auslösung von Vitalitätsmutationen durch Röntgenbestrahlung bei Drosophila melanogaster. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl., Biol. N. F. 1, 163 (1935).

> Dr. Etta Käfer, Zoologisch vergleichend-anatomisches Institut der Universität Zürich.

Aus dem Forschungsinstitut für Rebenzüchtung, Geilweilerhof, Abteilung für Genetik.

ÜBER DIE BESTIMMUNG UND VERERBUNG DES GESCHLECHTS EINIGER ONISCOIDEEN (CRUST., ISOP.).

II. Mitteilung.

ZUR VERERBUNG DER MONOGENIE VON CYLISTICUS CONVEXUS (Deg.)*.

Von

GUSTAF DE LATTIN.

Mit 8 Textabbildungen.

(Eingegangen am 24. Mai 1952.)

	Innait.															Seite
A.	Einleitung															536
В.	Material und Technik					,				•		•				537
С.	Untersuchungen an Cylisticus convexus (Deg.).															537
	I. Das normale Geschlechtsverhältnis															538
	2. Die amphogenen und die monogenen Stämme	9														538
	3. Die Kreuzungen zwischen t- \mathcal{P} und a-33.															543
	4. Die Kreuzungen zwischen a- 44 und ar- 33.															546
	o. Die Paarungen von ar-♀♀ und ar-♂♂															546
	o. Die Faarungen von t- $\downarrow\downarrow$ und t- \circlearrowleft															547
D.	Ergeomsse anderer Autoren															547
	1. Del Trichoniscus provisorius RAC															548
	2. bei Armadillidium vulgare LATR								Ĭ		٠	٠	٠	·	ì	540
	5. Del anderen Arten															550
E.	Diskussion der Ergebnisse															EEO
т.	Zusammeniassende Diskussion des Geschlechtsbest	tir	mm	m	USI	no	din	a de	ar.	Too	100	do				560
G.	Zusammenfassung der Ergebnisse				D`.	110	CL CLS	J CLC	- L .	130	Pc	/CLC	11	•	•	564
Lit	eratur			•	•		4 .				•	۰	٠	*	•	565

A. Einleitung.

Während sich frühere Untersuchungen an Porcellio und Tracheoniscus (DE LATTIN 1950, 1951) mit Arten befaßten, deren $\varsigma \varsigma$ stets amphogene Nachkommenschaften erzeugen, sind die folgenden Ausführungen solchen gewidmet, die sich zu einem mehr oder weniger hohen Prozentsatz ausgesprochen monogen verhalten. Diese Asseln zeichnen sich also durch das Vorkommen von $\varsigma \varsigma$ aus, deren Nachkommenschaft jeweils nur aus einem einzigen Geschlecht besteht; diejenigen Tiere, die nur $\varsigma \varsigma$ ergeben, werden dabei als thelygen, diejenigen, die nur $\varsigma \varsigma$ erzeugen, als arrhenogen bezeichnet.

Dieses Phänomen der Monogenie ist bei den Landasseln anscheinend durchaus keine Seltenheit. Vandel (1938—1945) hat sich in mehreren Arbeiten mit dieser Erscheinung befaßt, wobei er seine Ergebnisse vor allem an zwei Trichoniscus-Arten gewann. Es stellte sich dabei heraus, daß die Erscheinung durchaus heterogener Natur ist. Während nämlich die monogenen (in diesem Fall lediglich thelygenen) \mathfrak{P} von T. elisabethae Her. auf triploider Grundlage zustande kommen, also in ähnlicher Weise wie die gleichfalls parthenogenetischen tetraploiden Soleno-

^{*} Habilitationsschrift der Universität Mainz (2. Teil).

bien (Seiler 1920) usw., treten bei dem bisexuellen T, provisorius Rac, auf diploider Grundlage amphogene, thelygene und arrhenogene \Im nebeneinander auf. Die letztgenannte Form der Monogenie auf diploid-bisexueller Grundlage scheint dabei der weitaus häufigere Fall zu sein. Sie allein soll hier auch als Monogenie im engeren Sinn diskutiert werden. Mit Sicherheit konnte sie bisher bei verschiedenen Arten aus den Familien der Ligiidae, Trichoniscidae und Armadillidiidae festgestellt werden.

Das Zustandekommen dieser Erscheinung schien in weitgehendem Maße von der erblichen Struktur des Muttertieres abhängig zu sein, während das Vatertier zumeist keinen nennenswerten Einfluß auf die Realisation des Geschlechtsverhältnisses auszuüben schien. So standen einer stichhaltigen Interpretation des Geschlechtsbestimmungsmodus dieser Tiere zunächst beträchtliche Schwierigkeiten entgegen. Im Verlauf seiner sehr sorgfältigen Untersuchungen kam Vandel schließlich zu der Überzeugung, daß diese monogenen Nachkommenschaften nur dann zu verstehen sind, wenn man — unter der Voraussetzung weiblicher Heterogametie — das Vorhandensein gerichteter Reduktion annimmt, da dies die einzige Erklärung sei, die in keinem Gegensatz zu den Tatsachenbefunden stehe; eine Ansicht, der man sich schwerlich verschließen kann, solange man an der herkömmlichen Vorstellung von der Existenz eines normalen Heterochromosomenmechanismus bei diesen Tieren festhält.

B. Material und Technik.

Das Ausgangsmaterial für diese Arbeiten lieferte eine Cylisticus convexus-Population von Bebek am Bosporus. Von dieser konnte ich im Herbst 1938 mehrere Hundert Exemplare sammeln; der größte Teil aller meiner amphogenen und monogenen Stämme geht auf diese Tiere zurück. Daneben wurden, jedoch nur selten, einige Exemplare von deutschen Fundorten (Braunschweig, Müncheberg-Mark, Würzburg) mitverwendet. Die Art befindet sich seit 1939 in Bearbeitung. Der größte Teil der Zuchten ist in den Jahren 1945—1947 leider mehrfachen Verlagerungen und äußerst ungünstigen Unterbringungsmöglichkeiten zum Opfer gefallen. Unter Verwendung des verbliebenen Restes wird seit einigen Jahren an der Wiederherstellung der Stämme gearbeitet; dabei wurde vor allem neues Wildmaterial aus Bebek (allerdings von einem anderen Fundort als dem ursprünglichen) und solches aus Siebeldingen (Pfalz) verwendet. Für die Beschaffung der Bebeker Tiere bin ich Herrn Prof. Dr. C. Kosswig zu großem Dank verpflichtet.

Für die Methodik der Zucht, des Anpaarens und der Geschlechtsauszählung gilt das gleiche, was ich in meiner ersten Mitteilung (de Lattin 1951) über Porcellio und Tracheoniscus sagte.

C. Untersuchungen an Cylisticus convexus Deg.

Den eigenen Untersuchungen über die Vererbung des Geschlechts bei monogenen Asseln lag im wesentlichen eine Art zugrunde: Cylisticus convexus Deg. (Abb. 1). Dieses Tier zeigt eine ausgeprägte Monogenie, die der von Trichoniscus in nichts nachsteht. Eine Feststellung, die schon deswegen von Interesse ist, weil so erstmalig auch für einen Porcellioniden erbliche Monogenie nachgewiesen

werden konnte. An Hand dieses Objektes konnte auch ein neuer Erklärungsmodus der Monogenie der Isopoden entwickelt werden, der sich den tatsächlichen Gegebenheiten zwangloser anpaßt, als dies bei der neuerdings etwas zweifelhaft gewordenen ursprünglichen Interpretation der Fall ist und die sich außerdem aufs beste in das allgemeine Bild der Geschlechtsbestimmung der Isopoden einfügt.

1. Das normale Geschlechtsverhältnis.

Das Geschlechtsverhältnis wilder Populationen von Cylisticus convexus läßt im allgemeinen keine auffallenden Besonderheiten erkennen. An allen Fundorten werden beide Geschlechter in Anzahl nebeneinander gefunden. Ein ausgespro-



Abb. 1. Cylisticus convexus (Deg.). Ein β (links) und ein φ (rechts) der Population Bebek.

chenes 1:1-Verhältnis besteht allerdings nicht, sondern die oo sind zumeist in der Minderzahl; dies geht aus den Angaben über 3 Populationen, von denen mir größeres Zahlenmaterial vorlag, ohne weiteres hervor (Tabelle 1). Nichtsdestoweniger sind diese Werte doch noch so geartet, daß man sie leicht durch zufällige Modifikationen eines ursprünglichen 1:1-Verhältnisses erklären könnte. Ein solches ungefähres 1:1-Verhältnis muß in diesen Populationen tatsächlich als das

ursprüngliche angesehen werden, aber es kommt auf eine andere Weise zustande, als dies normalerweise der Fall ist.

Tabelle 1. Geschlechtsverhältnis in Freilandpopulationen von Cylisticus convexus.

Herkunft	Anzahl der Individuen	Anzahl der	Anzahl der ਹੈ ਹੈ	&-Rate in Prozent
1. Bebek (Istanbul)	267 96 189	153 67 107	114 29 82	47,19 30,20 43,38
Summe	552	327	225	

2. Die amphogenen und die monogenen Stämme.

Prüft man einzelne $\varphi \varphi$ einer Population von *Cylisticus convexus* auf das Geschlechtsverhältnis ihrer Nachkommenschaften, dann muß man die unerwartete Feststellung machen, daß der überwiegende Teil derselben eine ganz oder nahezu eingeschlechtliche Nachkommenschaft entstehen läßt, und daß nur ein relativ geringfügiger Prozentsatz von ihnen normale, d. h. aus beiden Geschlechtern in ungefähr gleicher Häufigkeit zusammengesetzte Zuchten ergibt. Monogene $\varphi \varphi$ sind also bei dieser Art weitaus in der Überzahl, wobei der Anteil der thelygenen $\varphi \varphi$ denjenigen der arrhenogenen leicht überwiegt (Tabelle 2).

Der Entscheid darüber, ob ein $\mathbb Q}$ als monogen oder als amphogen zu gelten hat, läßt sich bei dem im allgemeinen recht extremen Verhalten der Tiere meist unschwer fällen. Als amphogen wurden $\mathbb Q\mathbb Q}$ angesprochen, in deren Nachkommenschaft beide Geschlechter in nennenswerten Prozentsätzen vertreten waren. In der weitaus überwiegenden Zahl der Fälle

ergaben diese Zuchten ein ungefähres 1:1-Verhältnis; es wurden hier jedoch auch die nicht häufigen Tiere einbegriffen, die eines der beiden Geschlechter in der Minderzahl erzeugen. Es sind in dieser Gruppe also alle Tiere zusammengefaßt, auf die der Begriff "amphogen" in seiner weitesten Fassung Anwendung finden kann.

Zu den Monogenen wurden andererseits alle $\S\S$ gezählt, deren Nachkommenschaft vollständig eingeschlechtlich war, also lediglich aus 55 oder aus $\S\S$ besteht. Für die Sicherstellung eines solchen Verhaltens ist eine gewisse Mindestgröße der zu prüfenden

Nachkommenschaft unumgänglich, da sehr kleine Würfe auch rein zufallsbedingt eine eingeschlechtliche Zusammensetzung vortäuschen können. Daher wurde hier eine Mindestgröße von 12 Individuen je Nachkommenschaft festgesetzt, die - wie die Erfahrung gezeigt hat — ausreicht, um die Monogenie des Muttertieres sicherzustellen. Außer diesen rein monogenen QQ werden gelegentlich solche gefunden, in deren an sich monogenen Nachkommenschaften als große Ausnahmen ein oder auch zwei Vertreter des anderen Geschlechts auftraten. Solche QQ haben zweifellos nichts mit echten Amphogenen zu tun. sondern müssen mit unter die Monogenen einbegriffen werden. Allerdings dürfen solche Einzeltiere nur dann als wirkliche Ausnahmetiere angesehen werden, wenn sie in relativ sehr großen Nachkommenschaften auftreten und dementsprechend nur einen sehr geringfügigen Prozentsatz der Gesamtheit ausmachen.

In den Tabellen 3 und 4 sind die genauen Zahlenwerte für eine Anzahl von Nachkommenschaften amphogener und monogener ♀♀ zusammengestellt.

Tabelle 2. Häufigkeit verschiedener 3-Raten bei 222 Freiland-Weibchen¹ der Population Rebek.

	,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,	sor i opa	COCCOOL SECOCIO.
ਰ-Rate (ਰ-Häufigkeit in Prozent)	Anzahl der ♀♀	Pro- zent- satz der \$\text{Q} \text{P}\$	Weibchentyp
$\begin{array}{ccc} 0 & 2.5 \\ 2.5 & 7.5 \\ 7.5 & 12.5 \end{array}$	90 1 1	38,70 0,43 0,43	Thelygen (92)
$\begin{array}{c} 12.5 - 17.5 \\ 17.5 + 22.5 \\ 22.5 - 27.5 \\ 22.5 - 37.5 \\ 32.5 - 37.5 \\ 37.5 - 42.5 \\ 47.5 - 52.5 \\ 52.5 - 57.5 \\ 57.5 - 62.5 \\ 62.5 - 67.5 \\ 67.5 - 72.5 \\ 72.5 - 77.5 \\ 77.5 - 82.5 \\ 82.5 - 87.5 \\ \end{array}$	2 1 3 6 4 5 13 5 6 4 1 1 3 2 2	0,86 0,43 0,43 1,29 2,58 1,72 2,15 5,59 2,15 2,58 1,72 0,43 1,29 0,86 0,86	Amphogen (58)
87,5— 92,5 92,5— 97,5 97,5—100	5 5 72	2,15 $2,51$ $30,96$	Arrhenogen (82)

 $^{^{1}}$ Hierbei wurden außer den eigentlichen Freilandfängen auch deren Freilandcopulae entstammende, in Sammelbecken gehaltene $\mathrm{F}_{1}\text{-Nachkommen}$ mit herangezogen.

Tabelle 3. Nachkommenschaften monogener Weibchen.

	Elterntiere	Ge- schlecht der Nach- kommen- schaft	Weibchen- typ		Elterntiere	Ge- schlecht der Nach- kommen- schaft	Weibchen- typ
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12	$\begin{array}{cccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	20	T-99	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12	\$\text{9.380}\$ \$\times \frac{3.81}{4.01}\$ \$\times 409\$ \$\times 401\$ \$\times 795\$ \$\times 796\$ \$\times 848\$ \$\times 849\$ \$\times 889\$ \$\times 890\$ \$\times 952\$ \$\times 953\$ \$\times 954\$ \$\times 955\$ \$\times 954\$ \$\times 959\$ \$\times 117 c\$ \$\times 117 c\$ \$\times 136 c\$ \$\times 136 c\$ \$\times 152 c\$ \$\times 152 c\$	23 55 21 55 5 21 55 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5	Ar -♀♀

An Hand dieses Ausgangsmaterials wurde nun versucht, zu reinen amphogenen und monogenen Stämmen zu gelangen. Dies gelang über Erwarten schnell, da die ingezüchteten Stämme sich schon in der dritten Generation als relativ homogen erwiesen. Dies gilt nicht nur für die amphogenen Tiere, bei denen ja Inzucht möglich war, sondern in fast noch höherem Maße auch für die Monogenen. Bei letzteren bestand insofern eine besondere Schwierigkeit, als man bei ihnen normalerweise immer nur Nachkommen verschiedener Mütter miteinander

Tabelle 4. $\ensuremath{\Im}\text{-Raten von 493 a-}\xspace\xspace\xspace\xspace}$ aus dem amphogenen Stamm.

	, ,		2 0
నే-Rate (నే-Häufigkeit in Prozent)	Anzahl der çç	Pro- zent- satz der \$\partial \text{\$\partial}\$	Weibchentyp
$\begin{array}{cccc} 0-&2,5\\ 2,5-&7,5\\ 7,5-&12,5\\ 12,5-&17,5\\ 17,5-&22,5\\ 22,5-&27,5\\ 27,5-&32,5\\ 32,5-&37,5\\ 37,5-&42,5\\ \end{array}$	39 6 1 5 14 17 14 25 21	7,91 1,21 0,20 1,01 2,83 3,44 2,83 5,07 4,25	Thelygene \$\$\partial (46)\$
42,5—47,5 47,5—52,5 52,5—57,5 57,5—62,5 62,5—67,5 67,5—72,5 72,5—77,5 77,5—82,5 82,5—87,5	21 44 91 59 27 29 17 16 12 5	8,92 18,25 11,96 5,48 5,88 3,44 3,24 2,43 1,01	Amphogene ÇÇ (396)
87,5— 92,5 92,5— 97,5 97,5—100	$\begin{array}{c} 7 \\ 12 \\ 32 \end{array}$	1,41 2,43 6,49	

paaren konnte. Die so erzeugten Stämme verhielten sich jedoch bereits in der dritten Generation gleichfalls mit wenigen Ausnahmen monogen.

Mit Hilfe solcher Reinzuchten können nun bereits zwei sehr wesentliche Fragen beantwortet werden; einmal die nach den exakten Werten der ♂-Raten in den amphogenen Zuchten, und außerdem die nicht weniger wichtige nach dem Typus der ♀♀aus monogenen Nachkommenschaften, unter denen ja zumindest thelygene und arrhenogene Individuen erwartet werden müssen.

Bei diesen Untersuchungen müssen zwei Dinge streng auseinandergehalten werden, die beide oft genug dazu benutzt wurden, um den Begriff der Monogenie bzw. Amphogenie zu charakterisieren: einmal der Geschlechtstyp eines bestimmten \mathcal{L} , der

sich aus dem Geschlechtsverhältnis seiner Nachkommenschaft ergibt und dem der Begriff "monogen" oder "amphogen" allein zugeordnet werden darf, und zum anderen die Abstammung eines Tieres, das ja einer thelygenen, arrhenogenen oder amphogenen Nachkommenschaft entstammen kann. Um im folgenden eine klare Darstellung zu ermöglichen, werden daher thelygene, arrhenogene oder amphogene \mathbb{Q} stets als T-, Ar- oder A- \mathbb{Q} bezeichnet; dagegen werden Tiere, die einer thelygenen, arrhenogenen oder amphogenen Nachkommenschaft entstammen, als t-, ar- oder a-Tiere gekennzeichnet.

Die Nachkommenschaft der A- \Im kann in ziemlich weiten Grenzen variieren. Zwar finden sich am häufigsten Nachkommenschaften, die ein wenigstens ungefähres 1:1-Verhältnis der Geschlechter erkennen lassen (Tabelle 4), doch sind daneben auch Nachkommenschaften, in denen das Geschlechtsverhältnis deutlich verschoben ist, nicht eben selten. In dem normalen a-Stamm sind solche \Im mit einer erhöhten oder reduzierten \Im -Rate allerdings nur ausnahmsweise feststellbar. Selektioniert man jedoch auf \Im - oder \Im -Reichtum, so erhält man im allgemeinen schon nach wenigen Generationen Stämme, die sich in ihrem Geschlechtsverhältnis sehr deutlich vom Hauptstamm unterscheiden (Tabelle 5). Das ungefähre 1:1-Verhältnis im amphogenen Hauptstamm ist also lediglich das Ergebnis

Tabelle 5. Häufigkeit verschiedener Männchenraten bei auf Weibchenreichtum (Z/I und Z/II) und auf Männchenreichtum (H/I) selektionierten Cylisticus-Stämmen.

		\mathbf{Z}/\mathbf{I}		Z/II		H/I
♂-Rate	Anzahl der ♀♀	$\begin{array}{c} \mathbf{Prozentsatz} \\ \mathbf{der} \ \mathfrak{P} \ \mathfrak{P} \end{array}$	$\begin{array}{c} \textbf{Anzahl} \\ \textbf{der} \ ? \ ? \end{array}$	$\begin{array}{c c} \mathbf{Prozentsatz} \\ \mathbf{der} \ \Diamond \ \Diamond \end{array}$	Anzahl der ♀♀	Prozentsatz der 🖁 🖟
0 2,5	3	6.01	9	10 =	,	2.05
2.5— 7.5	3	6,81	2	12,5	1	2,27
		6,81	2	12,5	_	_
7,5— 12,5	2	4,54	Ţ	6,25		
12,5— $17,5$	1	2,27			_	
17,5— 22,5	5	11,36	7	43,75	1	2,27
22,5— $27,5$	9	20,45	3	18,75		
27,5— 32,5	8	18,18	- 1	6,25	•	
32,5— 37,5	3	6,81	_	-	· —	
37,5— 42,5	5	11,36			1	2,27
42,5—47,5	1	2,27			2	4,54
47,5— 52,5						
52,5— 57,5	2	4,54			1	2,27
57.5— 62.5	1	2,27			6	13,63
62.5 - 67.5			_		4	9,09
67.5— 72.5					11	25,00
72.5— 77.5		_			7	15,90
77,5— 82,5					$^{\circ}$	4,54
82,5— 87,5		4			$\overline{2}$	4,54
87.5— 92.5	1	2,27			3	6,81
92.5— 97.5		2,21				
97,5—100,0					3	6,81

einer mehr oder weniger unbewußten Auslese, da in diesem Stamm fast stets Brüder und Schwestern aus individuenreichen Nachkommenschaften mit einem möglichst genauen 1:1-Verhältnis der Geschlechter zur Paarung verwendet wurden. Die Möglichkeit, dieses Verhältnis selektiv verschieben zu können, beweist indessen, daß ein solches 1:1-Verhältnis nicht charakteristisch für solche amphogenen Zuchten ist, sondern daß daneben noch die verschiedensten anderen Zahlenverhältnisse realisiert sein können.

Bei den monogenen Nachkommenschaften besteht natürlich nur eine relativ sehr geringe Variabilität, die lediglich in dem ganz seltenen Auftreten von Tieren des entgegengesetzten Geschlechts zum Ausdruck kommt. Solche Ausnahmetiere machen immer nur einen sehr geringfügigen Prozentsatz aus, der 2,5% wohl nur in den seltensten Fällen überschreitet (Tabelle 6).

Tabelle 6. Das Auftreten von Ausnahme-Tieren in monogenen Nachkommenschaften.

	Elterntiere	Geschlechtsverhältnis der Nachkommenschaft	Weibchentyr
1 2 3	. ♀715 × ♂716 ♀863 × ♂865 ♀997 × ♂999	16 99 1 3 19 99 1 3 18 99 1 3	T T T
4 5 6 7 8 9 10 11 12	$ \begin{array}{cccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	$\begin{array}{cccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	Ar Ar Ar Ar Ar Ar Ar Ar

Da nach den bei *Trichoniscus* erzielten Befunden das Vatertier keinen Einfluß auf die geschlechtliche Zusammensetzung seiner Nachkommenschaften ausüben soll, erscheint es naheliegend zu prüfen, inwieweit *Cylisticus* ein analoges Verhalten zeigt. Es zeigte sich, daß hier zwar bis zu einem gewissen Grade ähnliche Verhältnisse vorliegen, daß aber andererseits auch unverkennbare Unterschiede bestehen.

	Elterntiere	Geschlechts- verhältnis der Nachkommen- schaft	
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10	$\begin{array}{c} 9\ 547\ \times\ \columnwidth 548\\ 9\ 620\ \times\ \columnwidth 621\\ 9\ 715\ \times\ \columnwidth 716\\ 9\ 721\ \times\ \columnwidth 722\\ 9\ 819\ \times\ \columnwidth 820\\ 9\ 822\ \times\ \columnwidth 820\\ 9\ 934\ \times\ \columnwidth 935\\ 9\ 2\ b\ \times\ \columnwidth 94\\ 9\ 174\ \times\ \columnwidth 714\\ 9\ 189\ \times\ \columnwidth 189\\ \end{array}$	24 \qquad \qqqqq \qqqq \qqqqq \qqqqq \qqqqq \qqqqq \qqqqq \qqqqq \qqqqq \qqqqq \qqqq \qqqqq \qqqqqq	T Ar T Ar Ar T

auch dann, wenn man zur Prüfung ein ♂ auswählt, das mit einem anderen ♀ bereits nachweislich Ar- oder A-Nachkommenschaften ergeben hat, läßt sich an diesem Ergebnis nichts ändern. Es hatte danach den Anschein, als ob der Befund Vandels durch unsere Ergebnisse bestätigt wurde.

Während sich also hier keine Unterschiede zwischen *Trichonis*cus und *Cylisticus* ergeben, liegen die Dinge nicht so klar, wenn man den Einfluß des Vatertieres

auf seine F_2 -Nachkommenschaft untersucht. Dabei ergibt sich nämlich die zunächst unerwartete Tatsache, daß neben den allerdings in überwiegender Anzahl auftretenden A- $\varphi\varphi$ stets auch eine recht beträchtliche Anzahl monogener Individuen auftritt (Tabelle 7). So fanden sich unter 493 geprüften a- $\varphi\varphi$, die mit a- $\varphi\varphi$ (zumeist mit ihren Brüdern) angepaart worden waren, insgesamt 97 monogene $\varphi\varphi$; 46 von diesen waren thelygen, 51 arrhenogen. Diese Zahlen entsprechen einem Prozentsatz von 19,7% monogener Individuen. Ein solcher Befund ist sehr unerwartet, wenn man bedenkt, daß bei Trichoniscus in solchen Fällen fast stets wiederum eine mehr oder weniger rein amphogene Nachkommenschaft resultiert. Da in diesen Zuchten zumeist strengste Inzucht getrieben wurde, lassen sich die Ergebnisse allerdings auch nicht im Sinne eines väterlichen Einflusses auf die Nachkommenschaft auslegen. Auch sie sprechen also, trotz des abweichenden Befundes, noch keineswegs gegen die Annahme von der Bedeutungslosigkeit des Vatertieres für die geschlechtliche Zusammensetzung seiner Nachkommenschaft.

Bei den monogenen Tieren treten die Unterschiede über Trichoniscus noch deutlicher zutage. Allerdings erweist sich der monogene Stamm — als Ganzes genommen — zunächst als deutlich einheitlicher, da amphogene $\varphi \varphi$ in den t-Nachkommenschaften nur relativ selten beobachtet werden. So traten unter 1179 t- $\varphi \varphi$, die mit ar- $\sigma \sigma$ angepaart wurden, 163 amphogene $\varphi \varphi$ auf, was einer prozentualen Häufigkeit von 13,8% entspricht. Immerhin kann also auch hier das Auftreten amphogener Individuen in der Nachkommenschaft monogener $\varphi \varphi$ festgestellt werden (Tabelle 8).

Wesentlich interessanter ist jedoch die Verteilung der beiden monogenen \circ -Typen in den Nachkommenschaften der T-Tiere. Unter den geprüften 1179

wie dies vielleicht denkbar wäre. Das gleiche Verhältnis kann auch in einzelnen Nachkommenschaften, die daraufhin besonders überprüft wurden, sichergestellt werden (Tabelle 9). Allerdings liegen hier, in Anbetracht des relativ kleinen Zahlenmaterials, die Zahlenwerte natürlich bei weitem nicht so klar wie in obigem Fall.

Nachkommenschaften, die sich nur aus T- oder Ar-♀♀ zusammensetzten, konnten nur

Tabelle 8.

In $t \times ar$ -Zuchten aufgetretene A-Weibchen.

	Elterntiere	Geschlechts- verhältnis der Nachkommen- schaft	ర-Rate in Prozent
1 2 3 4 5 6 7 8 9	$\begin{array}{c} 9612 \times 3612 \\ 9752 \times 3754 \\ 9835 \times 3836 \\ 9963 \times 3609 \\ 980 \times 3981 \\ 9127 \times 3127 \\ 9156 \times 3156 \\ 9160 \times 3160 \\ 9166 \times 3166 \\ 9193 \times 3193 \end{array}$	$ \begin{array}{cccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	62,96 13,63 35,0 53,84 85,71 57,14 22,22 29,41 87,87 45,16

einige wenige Male festgestellt werden. Sie verdanken ihre Entstehung besonderen Bedingungen, auf die bei der Diskussion eingegangen wird.

3. Die Kreuzungen zwischen t- 99 und a-33.

Die $t \times a$ -Kreuzungen verhalten sich im ganzen gesehen denen des Trichoniscus recht ähnlich. Die Nachkommenschaften zeigen durchweg das gleiche Verhalten wie wenn ein ar-Tier als Vater verwendet worden wäre. Es entstehen also wiederum vorwiegend T- und Ar- $\varphi \varphi$, denen nur ein geringer Prozentsatz an A-Tieren gegenübersteht. Von 446 untersuchten $\varphi \varphi$ stellten sich insgesamt 391 als monogene Tiere heraus, die sich wiederum in 270 Thelygene und 121 Arrhenogene aufteilen lassen. Diesen stehen nur 55 amphogene Individuen gegenüber, was 12,3% A-Tieren entspricht. Es ergibt sich also die merkwürdige Tatsache, daß in Nachkommenschaften von t- $\varphi \varphi$ das durchschnittliche Geschlechtsverhältnis nicht im mindesten verändert wird, wenn an Stelle eines ar- β ein a- β als Vatertier verwendet wird.

Es kann also auch in dieser Kreuzungsgruppe die Feststellung Vandels, daß das Vatertier für die Determination seiner Töchter zu monogen oder amphogen bedeutungslos zu sein scheint, vollauf bestätigt werden.

Obwohl also der a-Vater den Prozentsatz der resultierenden A-QQ nicht erkennbar beeinflußt, kann man dessen Einfluß trotzdem an ganz anderer Stelle konstatieren. Es zeigt sich nämlich, daß in diesen Kreuzungsnachkommenschaften unter der monogenen Gruppe das Verhältnis von T-Tieren zu Ar-Tieren sehr deutlich verschoben ist. Während dieses bei den $t \times ar$ -Paarungen stets einem gut ausgeprägten 1:1-Verhältnis entspricht, ist es im vorliegenden Falle

Tabelle 9a. Verteilung von T- und Ar-Weibchen in mit ar-Männchen angepaarten t-Nachkommenschaften von $T \times$ ar-Weibchen.

P-Tiere		lännchen ar 1-t-Weibche		P-Ti	ere	Mit ar-N	fännchen ar F ₁ -t-Weibche	ngepaarte en
T - 9 × J	t • ♀	Nachkom- menschaft	Weibchen- typ	T - 9	× ð	t - ♀	Nachkom- menschaft	Weibchen- typ
♀ 276 ♂ B ₂₄	9 407 9 454 9 475 9 477 9 622 9 701 9 C16 9 C61 9 C71 9 C23	32	T T T Ar T T T Ar Ar	♀ 94	ð 395	Übertrag: 49 ♀♀ ♀ C58 ♀ C54 ♀ C87 ♀ C93 ♀ 468 ♀ 551 {	19 33 13 99 26 99 17 33 17 99 22 33 1 9	Übertrag: 25 T; 21 Ar; 2 A Ar T T Ar Ar
♀305 ♂ B ₁₆	\$\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\	21 33 17 33 28 99 18 33 17 99 21 33	Ar Ar T Ar T Ar			♀ 557 ♀ 561 ♀ 581 ♀ 604 { ♀ 640	18 33 17 99 35 99 23 33 1 9 17 33	Ar T T Ar
♀ 325 ♂ B ₂₇	9 458 9 472 473 9 487 9 600 9 608 9 628 9 665 9 667 9 667 9 673 9 683 9 683 9 687 9 691	16 55 27 55 14 55 27 999 25 999 17 99 13 55 24 55	Ar Ar T T T T Ar Ar			9 640 9 644 9 685 9 689 9 711 9 713 9 810 9 938 9 1031	12	T Ar T T T T Ar Ar
	♀ 703 { ♀ 736 ♀ 1098 { ♀ 1099 ♀ C57	24 99 18 309 16 999 13 999 20 999 20 999 10 999 12 23 950 12 23 950 12 755 16 55	T Ar T T T T A Ar Ar	♀407	♀408	\$\phi\$ 452 \$\phi\$ 483 \$\phi\$ 538 \$\phi\$ 545 \$\phi\$ 585 \$\phi\$ 592 \$\phi\$ 612 \$\phi\$ 457 \$\phi\$ 471	16 999 30 9975 12 27 975 70 9975 12 28 9999999999999999999999999999999999	T T Ar Ar Ar Ar Ar T Ar T Ar
♀331 ♂332	\$\begin{array}{c} \mathcal{C} \text{C81} \\ \mathcal{C} \text{C29} \\ \mathcal{C} \text{555} \\ \mathcal{C} \text{565} \\ \mathcal{C} \text{654} \\ \mathcal{C} \text{654} \\ \mathcal{C} \text{C52} \\ \mathcal{C} \text{C72} \\ \mathcal{C} \text{C90} \end{array}\$	17 % 6 4 17 % 6 9 4 13 % 6 9 4 1	Ar T Ar T T Ar Ar Ar Ar Ar	♀432	₹ 433	♀ C69 ♀ C62	$ \begin{vmatrix} 16 & 33 \\ 14 & 99 \\ 25 & 33 \\ 19 & 99 \\ 12 & 33 \\ 1 & 9 \\ 12 & 99 \\ 27 & 33 \end{vmatrix} $	Ar T Ar T Ar
		18 33 29 99	$\begin{array}{c c} \operatorname{Ar} & & & \\ & \operatorname{T} & & & \end{array}$	102	0,400	♀ 587 ♀ 596	24 33 19 99 26 99	Ar T T
	49 ♀♀	The second secon	25 T; 21 Ar; 2 A			90 99		46 T; 40 Ar; 3 A

Tabelle 9 a. (Fortsetzung.)

Mit ar-Mönnehen angengante					P-Tiere Mit ar-Männchen angepaarte				
P-Tiere Mit ar-mannene F ₁ -t-Weil		-t-Weibche	en P.		P-Tiere Mit ar-Man		' ₁ -t-Weibche	t-Weibchen	
T-\$ × &	t-\$	Nachkom- menschaft	Weibehen- typ	T-\$	× ð	t-⊊	Nachkom- menschaft	Weibchen- typ	
♀ 502 │♂ 5 03	Übertrag: 90 \(\text{\text{\$\phi\$}} \) \(\text	34 99 18 55 14 55 99 12 99 12 99 24 99 24 99 12 55 5	Übertrag: 46 T: 40 Ar: 3 A: T Ar Ar T T Ar T T Ar T T T Ar	÷ 502	♂ 503	Übertrag: 102 \(\perp \) \(\	35 99 912 99 50 50 50 50 50 50 50 50 50 50 50 50 50	Übertrag: 53 T; 45 Ar; 3 A T T Ar Ar Ar Ar Ar Ar Ar Ar	
	102 99		53 T; 45 Ar; 3 A			114 99		57 T: 53 Ar: 3 A	

Tabelle 9b. Verteilung von T- und Ar-Weibchen in mit ar-Männchen gepaarten $t ext{-Nachkommenschaften von }T\times a ext{-Weibchen}.$

P-Tiere	Mit ar-Männchen angepaarte F ₁ -t-Weibchen		P-Tiere		Mit ar-Männchen angepaarte F ₁ -t-Weibchen			
T- ♀ × ♂	t-⊋	Nachkom- menschaft	Weibchen- typ	T- \$>	× ð	t • ♀	Nachkom- menschaft	Weibchen- typ
♀ 337 ♂ 339 ♀ 396 ♂ 398	\$\text{\psi 483}\$ \\ \psi 559 \\ \phi 602 \\ \phi 610 \\ \phi 675 \\ \phi 755 \\ \phi 12 \\ \phi 21 \\\ \phi 21	13 9 9 50 9 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1	A T T T Ar Ar Ar T T T T T T Ar T T T T	♀ 275	♂ B ₁₇	Übertrag: 21 ♀♀ ♀ 705 ♀ 850 ♀ 851 ♀ C25 ♀ C15 ♀ C19 ♀ 396 ♀ 380 ♀ 403 { ♀ 399 ♀ 401 ♀ 444 { ♀ 394 ♀ 382 ♀ 392	13 55 9 4 5 5 9 4 5 5 9 4 5 5 9 4 5 5 9 4 5 5 9 4 5 5 9 4 5 5 9 4 5 9 4 5 9 4 5 9 4 5 9 4 5 9 4 5 9 4 5 9 4 5 9 4 5 9 4 5 9 4 5 9 6 9 6 9 6 9 6 9 6 9 6 9 6 9 6 9 6 9	Übertrag: 12 T; 7 Ar; 2 A Ar T Ar T T Ar Ar T T Ar T T Ar Ar Ar T Ar Ar Ar Ar Ar
	21 ♀♀		12 T 7 Ar; 2 Ar			37 99	, arr	18 T; 16 Ar; 3 A

so stark abgewandelt, daß man dies nicht mehr gut durch den bloßen Zufall erklären kann. Die T- $\varsigma\varsigma$ sind hier sehr in der Überzahl; unter den 391 monogenen Individuen fanden sich 270 T- und nur 121 Ar- $\varsigma\varsigma$, was einem Prozentsatz von 30,8 Ar-Tieren und damit einem ungefähren 2:1-Verhältnis entsprechen würde.

Als Gesamtresultat dieser Kreuzungen ergibt sich also, daß durch das Anpaaren eines a- β in ein t- φ zwar der Prozentsatz der resultierenden A-Individuen nicht verändert wird, daß aber dadurch unter den monogenen Tieren das Ver-

Tabelle 10. $a \times ar$ -Nachkommenschaften.

	Elterntie	Geschl verhält Nachke sch	Weibchen- typ		
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12	$\begin{array}{c cccc} & \circ & 630 & \times \\ \circ & 828 & \times \\ \circ & 866 & \times \\ \circ & 881 & \times \\ \circ & 997 & \times \\ \circ & 110 \text{ b} & \times \\ \circ & 157 \text{ b} & \times \\ \circ & 157 \text{ b} & \times \\ \circ & 191 \text{ b} & \times \\ \circ & 192 \text{ b} & \times \\ \circ & 67 \text{ c} & \times \\ \end{array}$	♂ 386 ♂ 631 ♂ 829 ♂ 868 ♂ 882 ♂ 999 ♂ 110 b ♂ 191 b ♂ 191 b ♂ 192 b ♂ 67 c	18 99 6 9999 1229999 18 9999 17 9999 18 999 18 999	16 55 14 55 9 55 24 55 9 55 1 5	A Ar A A A T T T T T T Ar A

hältnis von T- zu Ar-Tieren stark zugunsten der T-♀♀ verschoben wird

4. Die Kreuzungen

 $zwischen\ a$ - $99\ und\ ar$ -33.

Wesentlich andere Ergebnisse erhält man, wenn man a-♀♀ mit ar-♂♂ anpaart. Nach den bisher vorliegenden Befunden sowohl wie nach den an *Trichoniscus* gewonnenen Ergebnissen

sollte man hier ein starkes Überwiegen der A- $\Diamond \Diamond$ erwarten. Merkwürdigerweise bestätigt sich jedoch diese Erwartung nicht, sondern es läßt nur ungefähr die Hälfte dieser mit ar- $\Diamond \Diamond$ angepaarten a- $\Diamond \Diamond$ eine monogene Nachkommenschaft entstehen (Tabelle 10). 197 geprüfte Individuen verteilen sich in 101 amphogene und 96 monogene $\Diamond \Diamond$, was einem Prozentsatz von 48,7% monogener Tiere entspricht. Da a- $\Diamond \Diamond$, die mit ihren Brüdern gepaart wurden, stets ein hiervon sehr verschiedenes Ergebnis zeitigen, wird man diesen Befund schwerlich anders deuten können, als daß das Geschlechtsverhältnis der Nachkommenschaften von a- $\Diamond \Diamond$, im Gegensatz zu demjenigen der t- $\Diamond \Diamond$, auch von der Wahl des Vatertieres abhängig ist.

Das Verhältnis der thelygenen zu den arrhenogenen $\varphi \varphi$ stimmt dagegen gut mit dem überein, das sich schon in den "reziproken" Kreuzungen ergab. Es zeigt sich also wiederum ein deutliches Überwiegen der T- $\varphi \varphi$ gegenüber den Ar- $\varphi \varphi$. Von den 96 monogenen Tieren erwiesen sich 62 als thelygen und nur 34 als arrhenogen; die A-Tiere sind also in der monogenen Gruppe nur zu 35,4% vertreten. Dieses Ergebnis ist in doppelter Hinsicht von Interesse. Einmal wird dadurch die schon zuvor getroffene Feststellung, daß durch Einkreuzen von a-Tieren in einen monogenen Stamm die Häufigkeit der thelygenen $\varphi \varphi$ gesteigert wird, bestätigt; zum andern zeigt sich, daß dieser Effekt unabhängig von dem in beiden Kreuzungsgruppen ja sehr verschiedenen Zahlenverhältnis der monogenen und amphogenen Tiere zustande kommt.

5. Die Paarungen von ar-♀♀ mit ar-♂♂.

Das vorliegende Material ist mehr als spärlich, da sich dieser Kombination erhebliche Schwierigkeiten in den Weg stellen. Diese bestehen vor allem in der

ausgesprochenen Seltenheit der ar (Ausnahme-)- \Im , die nur in den wenigsten ar-Zuchten und dann immer nur in ganz wenigen Exemplaren gefunden werden. So konnten insgesamt nur 6 ausreichende Nachkommenschaften dieser Kombination untersucht werden (Tabelle 11).

Das Ergebnis derselben ist insofern interessant, als alle diese Zuchten arrhenogen waren. Bei der Kleinheit des geprüften Zahlenmaterials ist dieser Befund

allerdings noch keineswegs ein Beweis dafür, daß aus einer solchen Paarung nun stets arrhenogene Nachkommenschaften entstehen müßten.

6. Die Paarungen von t- QQ mit t- QG.

Die bei der vorhergehenden Kreuzungsgruppe gemachten Einschränkungen gelten leider

Tabelle 11. Die ar \times ar-Nachkommenschaften.

	Elterntiere	Geschlecht der Nach- kommen- schaft	Weibchen- typ	
1 2 3 4 5 6	$\begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	17 55 35 55 15 55 23 55 21 55 12 55	Ar Ar Ar Ar Ar	

in noch verstärktem Maße auch für diese Kombination. Es stehen nur zwei geprüfte $\varphi \varphi$ mit ausreichenden Nachkommenschaftszahlen zur Verfügung (Tabelle 12), die sich beide gleichfalls arrhenogen verhielten. Obwohl dieses

geringfügige Zahlenmaterial natürlich nicht im mindesten ausreicht, um gesicherte Angaben über das Verhalten dieser Paarungsgruppe zu machen und man wohl mit Sicherheit auch einen nicht unbeträchtlichen Prozentsatz

Tabelle 12. Die $t \times t$ -Nachkommenschaften,

	Elterntiere	Geschlecht der Nach- kommen- schaft	Weibchen- typ
1 2	♀ 175 c × ♂ 175 c	16 33	Ar
	♀ 67 d × ♂ 67 d	25 33	· Ar

thelygener Nachkommenschaften erwarten darf, wird hierdurch doch belegt, daß aus reinen $t \times t$ -Paarungen auch Ar-QQ hervorgehen können.

D. Ergebnisse anderer Autoren.

Seit Arcangeli (1931) seine Beobachtungen über aberrante Geschlechtsverhältnisse bei Landisopoden mitteilte, hat sich eine Reihe weiterer Autoren mit diesem Problem befaßt, wobei eine beträchtliche Anzahl von Arten aus verschiedenen Familien untersucht wurde. Hier interessieren allerdings nur die Befunde, die auf eine mehr oder minder ausgeprägte Monogenie der untersuchten Formen schließen lassen. Während sich bloße Feststellungen abweichender Geschlechtsverhältnisse in wilden Populationen verschiedentlich in der Isopodenliteratur verstreut finden, liegen weitergehende Untersuchungen über das Monogenie-Phänomen nur von zwei Autoren vor: von Howard (1939/1942), der in mehreren Arbeiten zur Monogenie der Rollassel Armadillidium vulgare Stellung nimmt, und vor allem von Vandel, der als erster an Hand sehr eingehender Untersuchungen an Trichoniscus provisorius das Problem als solches herausstellt und eine umfassende Erklärung der beobachtenden Erscheinungen gibt. Späterhin hat dieser Autor dann seine Untersuchungen auch auf Armadillidium vulgare und verschiedene andere Oniscoideen ausgedehnt.

Es erscheint nun zweckmäßig, diese Ergebnisse Vandels und Howards im Anschluß an die soeben besprochenen Befunde an *Cylisticus* kurz zu besprechen, um sie leichter in die anschließende Diskussion des Geschlechtsbestimmungsmodus dieser Tiere einbeziehen zu können.

1. Bei Trichoniscus provisorius RAC.

Dies ist die bisher am eingehendsten untersuchte Art (Vandel 1927—1947). Sie zeigt ein dem *Cylisticus* sehr nahekommendes Verhalten und weicht nur in wenigen Punkten von den bei diesem gefundenen Verhältnissen ab.

Bei Trichoniscus kann in gleicher Weise neben normal amphogenen Tieren das Vorhandensein von monogenen $\varphi \varphi$ nachgewiesen werden. Die monogenen Trichoniscus- $\varphi \varphi$ lassen dabei eine auffallende Variabilität ihrer Nachkommenschaften erkennen, so daß Vandel 6 verschiedene Gruppen unterscheidet:

- 1. Vollständig arrhenogene $\, \varsigma \, \varsigma , \,$ die eine rein männliche Nachkommenschaft ergeben.
 - 2. Vollständig thelygene 99, deren Nachkommenschaft nur aus 99 besteht.
- 3. Unvollständig arrhenogene $\varphi \varphi$, in deren Nachkommenschaft neben einer überwiegenden Anzahl von $\sigma \sigma$ auch Ausnahme- $\varphi \varphi$ gefunden werden.
- 4. Unvollständig thelygene 99, deren Nachkommenschaft sich überwiegend aus 99 zusammensetzt, neben denen auch Ausnahme-33 auftreten.
 - 5. Allelogene ♀♀, die teils arrhenogene, teils thelygene Würfe ergeben.
- 6. "Mixtes"- $\varphi\varphi$, deren Nachkommenschaften von denjenigen amphogener Tiere nicht zu unterscheiden sind, die aber von monogenen Elterntieren abstammen, und zumeist auch wieder monogene Töchter entstehen lassen.

Die vier erstgenannten können in gleicher Weise auch bei Cylisticus festgestellt werden. Unterschiede bestehen nur insofern, als hier die unvollständig monogenen Tiere ganz entschieden in der Minderzahl sind, während sie bei Trichoniscus einen sehr beträchtlichen Anteil stellen. Ferner besteht insofern eine methodische Differenz, als Vandel den Begriff der "unvollständig Monogenen" erheblich weiter faßt, als es hier geschehen ist. Dies geht vor allem aus seinen für unvollkommen thelygene φ gegebenen Zahlen (1938, S. 156, Tabelle 5) hervor, nach welchen in dieser Gruppe durchschnittlich 20% 3% gefunden werden. Einzelwerte der verschiedenen Nachkommenschaften werden nicht genannt, doch dürften sie nicht selten noch höhere 3%-Indices besitzen. Ich möchte es jedoch für verfehlt halten, φ mit derart hohen 3%-Raten noch als monogen zu bezeichnen.

Über die Allelogenen vermag ich aus eigener Erfahrung nichts auszusagen, da sie bei Cylisticus offenbar fehlen; einige wenige unsichere Befunde dieser Art bei Cylisticus möchte ich für rein zufallsbedingte Schwankungen von realiter amphogenen Würfen halten. Die gleiche Interpretation läßt sich meines Erachtens zumindest für einen Teil der allelogenen Trichoniscus- $\mathfrak{P}\mathfrak{P}$ auch nicht ohne weiteres von der Hand weisen.

Die sog. "mixtes"- $\varphi\varphi$ treten auch bei Cylisticus auf. Ich halte jedoch deren Einordnung unter die Monogenen für ungerechtfertigt, da der Geschlechtstypus eines φ nur nach dem Geschlechtsverhältnis seiner Nachkommenschaft und nicht nach dessen Abstammung oder dem Geschlechtstyp seiner Töchter bestimmt werden darf.

Von dem gleichen Autor wurden außerdem umfangreiche Untersuchungen über den Erbgang der Monogenie bei *Trichoniscus* angestellt. Dabei ergaben sich folgende wesentlichen Tatsachenbefunde:

- 1. Alle Nachkommen von mit a- $\Im\Im$ angepaarten A- \Im sind amphogen. Das durchschnittliche Zahlenverhältnis der Geschlechter entspricht ziemlich genau einem 1:1-Verhältnis. Eine genauere Prüfung der $\Im\Im$ -Indices von Einzeltieren läßt jedoch deren starke Variabilität erkennen. Eine kurvenmäßige Darstellung der Häufigkeit der verschiedenen Indices ergibt eine ziemlich regelmäßige Galton-Kurve mit hohem Gipfel bei etwa 50% und einem gleichmäßigen Abfall in positiver wie in negativer Richtung.
- 2. Alle t- $\circ\circ$ ergeben gleichgültig ob sie mit ar- oder a- $\circ\circ$ angepaart werden wiederum monogene Nachkommenschaften.
- 3. T- $\varphi \varphi$ ergeben in ihrer Nachkommenschaft entweder nur T- $\varphi \varphi$, nur Ar- $\varphi \varphi$ oder beide nebeneinander.
- 4. ar-Ausnahme- $\varphi \varphi$ lassen ganz überwiegend wiederum arrhenogene Nachkommenschaften entstehen, daneben jedoch in seltenen Fällen auch thelygene oder amphogene ("mixtes").
- 5. In der Nachkommenschaft von allelogenen QQ wurden teils nur Ar-QQ, teils arrhenogene und thelygene Tiere nebeneinander vorgefunden.
- 6. "Mixtes"- $\varphi \varphi$ ließen ein sehr variables Verhalten ihrer Töchter erkennen; von vier geprüften Nachkommenschaften ergab eine nur Ar-Tiere, eine vorwiegend T-Tiere, zwei weitere verschiedene Typen nebeneinander.
- 7. Das Auftreten von monogenen 🔾 in der Nachkommenschaft amphogener Tiere konnte noch niemals sicher nachgewiesen werden.
- 8. Dagegen wurde in einem einzigen Fall in der Nachkommenschaft eines T-9 (S. I. 635) neben Ar- auch A-Tiere vorgefunden (1 Ar- und 4 A-99).
- 9. Mit Hilfe der rezessiven leucistischen Mutante lucida konnte gezeigt werden, daß die Mendelspaltungen bei monogenen Tieren normal verlaufen.

Vandel schließt hieraus, daß das Vatertier für das Zustandekommen der Monogenie keine Bedeutung habe, sondern daß diese ihre Existenz einem cytoplasmatisch bedingten Erbgang verdanke. Die abweichenden Geschlechtsverhältnisse sollen durch gerichtete Reduktion verursacht werden.

2. Bei Armadillidium vulgare.

3. Bei anderen Arten.

Alle weiteren Ergebnisse verdanken wir gleichfalls Vandel. Dieser hat noch 8 weitere Arten auf das Vorhandensein von Monogenie geprüft, wobei sich herausstellte, daß diese bei Armadillidium nasatum, Oniscus asellus und Chaetophiloscia sicula offenbar nicht vorkommt. Die beiden Erstgenannten zeigen ein ziemlich ausgeglichenes Verhältnis der Geschlechter, dagegen treten bei Ch. sicula \mathfrak{P} stets in Überzahl (etwa 2:1) auf, ohne daß indessen wirkliche Thelygenie bestünde.

Ähnlich liegen die Dinge auch bei Metoponorthus pruinosus und Porcellio scaber, nur daß hier die Variabilität der ${\mathfrak Z}$ -Raten in erheblich weiteren Grenzen schwankt, ohne daß sich eine scharfe Grenze zwischen Amphogenen und Monogenen ziehen ließe. Wirklich monogene ${\mathfrak P}$ sind äußerst selten. Auch bei Porcellio laevis liegen die Dinge so, nur ist hier das Geschlechtsverhältnis in weiblicher Richtung verschoben.

Ein interessantes Verhalten zeigt $Haplophthalmus\ danicus$. Von 40 untersuchten 99 erwiesen sich 24 als thelygen; der Rest zeigt 3-Indices, die zwischen 12,7 und 78,5% schwanken. Wir haben also in $H.\ danicus$ eine monogene Art vor uns, der die arrhenogene Gruppe noch durchaus fehlt.

Ein ähnliches Bild läßt Chaetophiloscia elongata erkennen. Auch hier finden sich häufig thelygene $\varphi \varphi$, denen keine arrhenogenen Individuen gegenüberstehen. Unterschiede bestehen nur insofern, als einmal unvollständig thelygene $\varphi \varphi$ häufiger sind als vollständig thelygene, und sich außerdem ein deutliches Maximum in der Häufigkeitskurve der $\delta \delta$ -Indices bei 50—70% findet, so daß also unter den A- $\varphi \varphi$ solche mit relativ männchenreicher Nachkommenschaft zu überwiegen scheinen.

E. Diskussion der Ergebnisse.

Die Diskussion der Geschlechtsvererbung bei Cylisticus convexus muß sieh vor allem mit zwei Punkten befassen: Einer ungezwungenen Interpretation der Versuchsergebnisse, die den gegebenen Tatsachen mit einem Minimum von Hilfsmaßnahmen gerecht wird, und der Möglichkeit einer Ausdehnung der an Cylisticus gewonnenen Erklärungsweise auf die anderen untersuchten Arten. Es wäre also als erstes die von Vandel (1938—1945) für seine Trichoniscus-Ergebnisse gegebene Interpretation auf ihre Anwendbarkeit zu prüfen.

Diese nimmt an, daß das abweichende Geschlechtsverhältnis seiner monogenen Zuchten durch gerichtete Reduktion zustande komme, wobei das Vorhandensein weiblicher Heterogametie notwendigerweise vorausgesetzt werden muß. Eine solche Erklärung gibt nun zwar eine formale Interpretationsmöglichkeit für die aberrante Geschlechterverteilung, ohne indessen irgend etwas über deren genetische Bedingtheit auszusagen. Da sich die Monogenie jedoch als erblich erwiesen hat, andererseits aber das Vatertier scheinbar ohne jeden Einfluß auf die Zusammensetzung der Nachkommenschaft bleibt, wird ein cytoplasmatisch bedingter Erbgang für wahrscheinlich gehalten.

Hierzu muß zunächst gesagt werden, daß bei den Isopoden von den beiden grundsätzlichen Voraussetzungen einer gerichteten Reduktion — der Existenz eines Heterochromosomenmechanismus und dessen heterogameter Natur im weiblichen Geschlecht — weder die eine noch die andere bewiesen oder auch nur wahrscheinlich gemacht worden ist. Bisher wurden noch niemals Heterochromosomen

nachgewiesen, obwohl bereits eine beträchtliche Anzahl von Asseln auf ihr chromosomales Verhalten hin untersucht wurden (Nichols, Radu, Sugiyama, Vandel u. a.). Vandel, dem wir die Untersuchung der meisten verdanken, stellt neuerdings dieses negative Ergebnis in einer zusammenfassenden Arbeit noch einmal ausdrücklich fest¹. Ebensowenig konnte ein genetischer Beleg für die Existenz eines XY-Mechanismus gefunden werden. Trotz zahlreicher Untersuchungen verschiedener Autoren (Howard, de Lattin, Vandel), die zum Teil speziell dieses Ziel im Auge hatten, wurde noch nie ein geschlechtsgebundener Erbgang festgestellt. Nach alledem muß das Vorhandensein von Heterochromosomen bei den Isopoden als unbewiesen gelten, und dies gilt dann natürlich erst recht für das Vorhandensein weiblicher Heterogametie. Solche negativen Befunde sind natürlich noch durchaus nicht geeignet, die geschilderte Hypothese zu widerlegen; sie scheinen aber noch weniger dazu angetan, sie zu stützen.

Noch unbefriedigender ist die Annahme einer plasmatischen Bedingtheit der Monogenie. Zwar ist eine starke Beeinflussung durch das Muttertier unverkennbar, doch dürfen über dieser Feststellung andere Befunde, die sich mit einer solchen Annahme nicht in Einklang bringen lassen, nicht vernachlässigt werden. Da ist zunächst die Tatsache, daß in der Nachkommenschaft monogener Tiere gelegentlich amphogene \mathfrak{P} auftreten, und zwar auch dann, wenn das Vatertier einer monogenen Zucht entstammte. Vandel bezeichnet diese Tiere als "mixtes" und ordnet sie als eine etwas fragwürdige Gruppe den Monogenen zu. Dieses Verfahren scheint jedoch nicht ohne weiteres gerechtfertigt, denn eine rein modifikative Umkehr des erwiesenermaßen erblich monogenen Verhaltens dieser Tiere, das allein eine solche Einordnung rechtfertigen könnte, ist weder gesichert noch sonderlich wahrscheinlich. Diese Tatsachen sind — ebenso wie die Existenz "allelogener" \mathfrak{P} bei Trichoniscus — wenn überhaupt, nur unter großen Schwierigkeiten mit der Vorstellung von einer plasmatischen Bedingtheit der Monogenie zu vereinen.

Vollends unvereinbar ist eine solche Annahme aber mit dem Auftreten der Ar- $\varphi \varphi$. Diese Tiere entstammen ja zu einem ganz überwiegenden Prozentsatz der Nachkommenschaft von T- $\varphi \varphi$, entwickeln sich aber nichtsdestoweniger zu einem völlig entgegengesetzten, wenn auch gleichfalls monogenen φ -Typ. Bei Cylisticus ist dies im allgemeinen bei etwa 50% der t- $\varphi \varphi$ der Fall, bei Trichoniscus werden vielfach noch wesentlich höhere Prozentsätze erreicht. Die Alternative thelygen oder arrhenogen kann also auf gar keinen Fall durch das Cytoplasma bedingt werden.

Lassen sich nun schon bei Trichoniscus Schwierigkeiten bei Anwendung dieser Interpretation feststellen, so treten solche bei der Betrachtung von Cylisticus in noch weit stärkerem Maße in Erscheinung. Weder das Auftreten monogener Tiere in a-Nachkommenschaften, noch dasjenige von amphogenen $\varphi \varphi$ in t-Zuchten ist unter solchen Voraussetzungen zu verstehen. Auch die eigenartige Verschiebung des Verhältnisses von T- und Ar- $\varphi \varphi$ in der monogenen Gruppe nach Kreuzung monogener und amphogener Tiere ist so nicht erklärbar. Vor allem ist aber

¹ Die Angaben von Dworak (1935), der ein Heterosom bei Asellus aquaticus beobachtet haben will, werden von Vandel (1947) überzeugend widerlegt. Eine Analyse des Geschlechtsbestimmungsmodus dieser Art wird im Augenblick von meiner Schülerin Fräulein Inge Serrz durchgeführt.

das Ergebnis der a \times ar-Kreuzungen, in denen fast 50% monogener $\supsetneq \supsetneq$ auftreten, mit einer solchen Erklärung durchaus unvereinbar.

Nach alledem erschien es nur naheliegend, nach einem neuen Erklärungsmodus Ausschau zu halten. Allerdings sind den Auswahlmöglichkeiten hierbei enge Grenzen gesetzt. Die Annahme gerichteter Reduktion bei gleichzeitiger weiblicher Heterogametie ist — wie Vandel bereits sehr überzeugend ausgeführt hat — tatsächlich die einzige Möglichkeit, die Monogenie auf der Grundlage der einer durch einen XY-Mechanismus kontrollierten Geschlechtsbestimmung zu verstehen. Nach Ablehnung dieses Erklärungsmodus muß also damit auf die Vorstellung einer durch einen Heterochromosomenmechanismus kontrollierten Geschlechtsbestimmung bei diesen Asseln überhaupt verzichtet werden. Es verbleiben danach nur noch zwei Erklärungsmöglichkeiten: einmal die einer phänotypischen, rein umweltbedingten, andererseits die einer zwar genotypischen, aber polyfaktoriell kontrollierten Geschlechtsbestimmung.

Die Entscheidung zwischen diesen beiden Möglichkeiten kann nicht schwer fallen. Die Monogenie ist offensichtlich überwiegend erblicher Natur, so daß eine rein umweltbedingte Geschlechtsbestimmung sehon allein deswegen nicht ernsthaft in Erwägung gezogen werden kann. Die höchst verschiedenen Geschlechtsverhältnisse der einzelnen Stämme und Kreuzungsgruppen, die bei Reinzucht erhalten bleiben, wären bei Vorliegen phänotypischer Geschlechtsbestimmung ebensowenig zu verstehen wie die eindeutige Übertragung der Monogenie auf die Nachkommenschaft. Außerdem existieren keine Anhaltspunkte dafür, daß Umweltfaktoren einen maßgeblichen Einfluß auf die Geschlechtsrealisation ausüben können. Vandel spricht zwar in seinen ersten Arbeiten von einer Beeinflussung der Q-Rate durch Temperatureinflüsse, kommt jedoch später auf diese kurzen Angaben nicht mehr zurück, so daß man ihnen wohl keine große Bedeutung beimessen kann. Wie dem jedoch auch sei, eine Beeinflussung des Geschlechtsverhältnisses durch die Temperatur kann immer nur als ein zwar interessantes, aber niemals als das primäre Phänomen betrachtet werden; sie könnte zwar die erblichen Verhältnisse modifizieren, niemals aber die wirkliche Ursache der unter ganz gleichartigen Umweltbedingungen sich völlig abweichend verhaltenden Geschlechtsverhältnisse der einzelnen Stämme sein.

Es verbleibt also nur die Möglichkeit einer genotypischen, polyfaktoriell kontrollierten Geschlechtsbestimmung, deren Existenz in der gleichen Gruppe bereits bei den Gattungen Porcellio und Tracheoniscus (der Lattin 1951) nachgewiesen wurde. Es ist also zu prüfen, inwieweit sich die gegebenen Tatsachen mit einer solchen Geschlechtsbestimmungsform vereinen lassen. Die zweifellos nächstliegende Annahme, in den T- $\varphi\varphi$ Individuen mit einem sehr starken F- und einem sehr schwachen M-Komplex zu sehen, in den Ar-Tieren dagegen umgekehrt solche mit einem relativ schwachen F- und einem sehr starken M-Komplex, erweist sich indessen als unzutreffend. Die Befunde sind mit einer solchen Vorstellung völlig unvereinbar, da so weder die beobachtete starke Prävalenz des Muttertieres zu verstehen wäre, noch andererseits die aus einer $t\times$ ar-Paarung resultierenden t-Individuen sich als A- $\varphi\varphi$ erweisen, was bei Zutreffen dieser Annahme der Fall sein müßte. Die Dinge müssen daher zweifellos andersartig liegen.

In dem nun folgenden Erklärungsversuch mußten daher einige weitere Faktoren eingebaut werden, um den Tatsachen gerecht werden zu können. Diese

fügen sich jedoch völlig zwanglos in das Gesamtbild ein und befinden sich zudem in bester Übereinstimmung mit an anderen Objekten erarbeiteten Befunden. Es wird zunächst von einer polyfaktoriell geschlechtsbestimmten Form ausgegangen, welcher ein dominierendes Heterosomenpaar fehlt und bei welcher die Realisatorkomplexe für beide Geschlechter gleichermaßen über die Autosomen verteilt sind. Diese Ausgangsform wird bei Cylisticus durch den amphogenen Stamm repräsentiert. Die Berechtigung für eine solche Annahme wird — außer durch das Versagen aller anderen Erklärungsmöglichkeiten — hinreichend durch die folgenden Tatsachen gestützt: 1. den Nachweis eines derartigen Geschlechtsbestimmungsmodus bei Porcellio und Tracheoniscus; 2. die Existenz von Stämmen mit erblich verschiedenem Geschlechtsverhältnis; 3. die Regelmäßigkeit, mit welcher für zahlreiche Landisopoden ein mehr oder weniger hoher Prozentsatz von Nachkommenschaften mit stark abweichenden Geschlechtsverhältnissen nachgewiesen werden konnte; 4. die weite Verbreitung von Latenthermaphroditismus (sensu Kosswig) unter den Asseln.

In dem polyfaktoriell geschlechtsbestimmten A-Stamm treten 33 und 99 zumeist in annähernd der gleichen Häufigkeit auf, was zweifellos auf ein—durch anfänglich unbewußte Selektion bedingtes— ungefähres Gleichgewichtsverhältnis der M- und F-Realisatoren zurückzuführen ist. Einzeltiere weichen natürlich unter Umständen stark in dem jeweiligen Geschlechtsverhältnis ihrer Nachkommenschaft ab, da gelegentlich noch eine beträchtliche Heterozygotie der Realisatorenkomplexe vorhanden sein kann. Der Gleichgewichtszustand der M- und F-Faktoren ist also relativer Natur und hat nur eine Bedeutung für den Durchschnitt der Tiere, nicht dagegen bei der Beurteilung eines einzelnen Individuums, das unter Umständen ein recht abweichendes Verhalten zeigen kann.

Zum Verständnis der monogenen Tiere müssen außerdem noch zwei weitere Faktoren herangezogen werden:

- 1. Ein dominantes Allel F', das einem der relativen Realisatoren des F-Komplexes entspricht und das einen prädeterminierenden Einfluß ausübt; die stoffliche Grundlage dieser Prädetermination wird in den folgenden Ausführungen durch das Symbol φ charakterisiert; in freier Schreibweise bedeutet φ dabei, daß gleichzeitig auch das bedingende Allel F' vorhanden ist, daß also mit einer laufenden φ -Produktion zu rechnen ist; durch (φ) wird das von der Mutter übernommene Agens charakterisiert, das sowohl in F'- wie in f'f'-Individuen vorhanden sein kann.
- 2. Ein nicht zu einem der beiden Realisatorenkomplexe gehöriges Gen I, das im Zusammenwirken mit F' oder auch mit (φ) deren ursprünglich nur relativ verweiblichende Wirkung zu einer absoluten steigert, so daß Tiere, in deren Erbgut J und F' [bzw. (φ)] vereinigt sind, nahezu stets zu \mathfrak{P} werden, und dies vollständig unabhängig von der Konstellation aller anderen Realisatorgene, über die das F'-Allel dank der Intensivatorwirkung von J vollständig epistatisch wird. Die intensivierende Wirkung des J-Allels kann dabei sowohl im Muttertier erfolgen, wobei dann alle Nachkommen, die ein dergestalt verstärktes (φ) im Plasma enthalten, zu \mathfrak{P} werden, selbst dann, wenn deren eigene genomatische Konstellation f'f' ii sein sollte; sie kann aber ebensogut auch erst nach der Zygotenbildung in Erscheinung treten, wenn etwa ein mütterliches (φ) mit einem väterlichen J kombiniert wird.

Unter Voraussetzung dieser beiden Faktoren sind (vgl. Abb. 2) die bei den monogenen Tieren vorliegenden Verhältnisse ohne jede Schwierigkeit zu verstehen. Die Konstitution der $T- \circ \circ$ ist hiernach F'f' JJ, die der ar- $\circ \circ$ dagegen durchweg f'f' JJ. Die Paarung zweier solcher Individuen muß bei Homozygotie von I eine rein weibliche Nachkommenschaft ergeben, die jedoch erblich in sich nicht gleich ist, sondern zur einen Hälfte aus F'f'— und zur anderen aus f'f'-Individuen zusammengesetzt wird. Die erstgenannten werden sich dabei wiederum wie ihre Mütter verhalten, mit denen sie ja genetisch identisch sind und wiederum $T- \circ \circ$ ergeben; die f'f' JJ- $\circ \circ$ hingegen, die ja nur dank der kombinierten (φ) -J-Wirkung zu $\circ \circ \circ$ wurden, ergeben in Paarung mit ar- $\circ \circ \circ$, mit denen sie

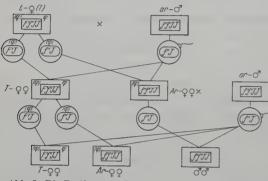


Abb. 2. Die Bestimmung der \circ -Typen in monogenen Stämmen.

bis auf das Vorhandensein von (φ) genetisch übereinstimmen, eine arrhenogene Nachkommenschaft. Auf diese Weise entstehen also in einem homozygoten JJ-Stamm immer wieder nur monogene \mathfrak{P}_{φ} , die sich im Verhältnis 1:1 auf T- und ArTiere verteilen.

Diese Vorstellung mag vielleicht zunächst etwas gekünstelt erscheinen. Daß sie es nicht ist, geht aus neueren Befunden Goldschmidts an *Drosophila*

hervor. Hier wird durch das prinzipiell ganz ähnliche Zusammenwirken zweier längst bekannter Faktoren (Beaded und Minute) eine starke Beeinflussung des Geschlechts (die sich hier in Form von Intersexualität auswirkt) erreicht. Die grundsätzliche Übereinstimmung zwischen diesen Befunden und der hier vorgeschlagenen Interpretation ist sehr auffallend und unterstützt unsere Ansicht aufs Beste¹.

Trotz dieser vorzüglichen Übereinstimmung zwischen Hypothese und Tatsachenbefund bleibt aber insofern ein ungeklärtes Problem bestehen, als innerhalb der rein monogenen t \times ar-Paarungen ein gewisser Prozentsatz von amphogenen Tieren beobachtet wurde, der durch die obigen Überlegungen nicht erklärt wird. Das Auftreten dieser A- \Im ist offenbar darin zu suchen, daß die Penetranz des J-Allels nicht ganz 100% ig ist; in solchem Fall treten die übrigen Realisatoren wieder in ihr Recht und es entsteht eine amphogene Nachkommenschaft. Außerdem muß berücksichtigt werden, daß die rein männliche Nachkommenschaft der arrhenogenen f'f' II (φ)- \Im ja nur dann zu verstehen ist, wenn dem monogenen

¹ Prädeterminierende Beeinflussung des Geschlechtsverhältnisses durch ein sekundär in die Geschlechtsbestimmung eingreifendes Farballelenpaar konnte mein Schüler Anders (Naturwiss. 1952, im Druck) vor kurzem bei Gammarus pulex nachweisen.

Stamm in seiner Gesamtheit (mit Ausnahme des F'-Allels) nur ein sehr schwacher F- und ein sehr starker M-Komplex zukommt. Diese Tatsache findet ihre Erklärung darin, daß bei der Selektion des monogenen Stammes immer nur die f'f' JJ-Individuen berücksichtigt wurden, die sich wirklich als rein arrhenogen erwiesen, also eine derartige Konstitution besitzen mußten; alle $\varphi \varphi$ mit einer weniger extremen Realisatorenkombination wurden dagegen, da sie auch einen gewissen Prozentsatz $\varphi \varphi$ entstehen ließen, von vornherein ausgeschaltet.

Ferner wurden für diesen Zweck, um auch in der monogenen Linie größtmögliche Inzucht zu betreiben, ganz überwiegend nur solche T-♀♀ ausgewählt,

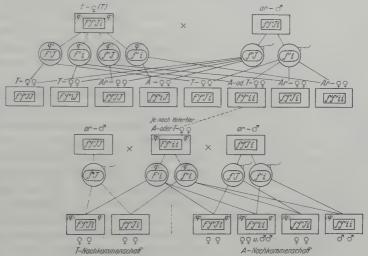


Abb. 3. Die Entstehung von A-♀♀ in monogenen Stämmen.

deren Brüder Ar-Tiere waren, so daß auch diese Muttertiere — abgesehen von dem F'-Faktor — eine ganz ähnliche extreme Zusammensetzung ihres Realisatorensystems besessen haben müssen. Die relativ große Reinerbigkeit des monogenen Stammes für einen schwachen F- und einen starken M-Komplex erscheint auf Grund dieser unbewußten Auslese eigentlich selbstverständlich. Absolute Homozygotie wird aber natürlich im Verlauf der relativ wenigen Inzuchtgenerationen noch nicht erreicht worden sein, und so wird ein gewisser Prozentsatz von f'f' JJ- $\mathfrak{P}\mathfrak{P}$ mit abweichender Realisatorenkombination vorkommen, der neben $\mathfrak{F}\mathfrak{P}$ auch noch $\mathfrak{P}\mathfrak{P}$ erzeugt und dergestalt als A- \mathfrak{P} in Erscheinung tritt.

Zu diesen beiden Entstehungsmöglichkeiten amphogener Tiere gesellt sich noch eine dritte. Es wurde bisher stets stillschweigend vorausgesetzt, daß der monogene Stamm homozygot für das J-Allel sei, und in der Mehrzahl der Fälle ist dies auch sicherlich der Fall; daneben besteht aber immer noch die Möglichkeit des Auftretens einzelner heterozygoter Ii-Individuen. Werden nun zufällig zwei solcher heterozygoter Ji-Tiere zur Paarung verwendet, so müssen in der Nachkommenschaft 25% f'f'ii-Tiere auftreten, die allerdings infolge des prädeterminierenden Einflusses der mütterlichen F'J-Kombination wie ihre Geschwister zu $\varphi \varphi$ werden. In einer solchen Nachkommenschaft treten also (vgl. Abb. 3) präsumptive T-, Ar- und "A"- $\varphi \varphi$ im Verhältnis 3:3:2 auf, wobei jedoch nur der

kleinste Teil dieser "A"- \circ \circ sich wirklich durch eine zweigeschlechtliche Nachkommenschaft als solche zu erkennen geben wird, da ja die meisten von ihnen wieder mit JJ- bzw. Ji- \circ \circ angepaart werden, wodurch größtenteils wieder monogene Nachkommenschaften entstehen. Welcher der drei Möglichkeiten ein bestimmtes A-Tier nun seine Entstehung verdankt, läßt sich im Einzelfall nur sehwer entscheiden; auf alle Fälle wird aber hierdurch gezeigt, daß das gelegentliche Auftreten von A-Tieren in t \times ar-Paarungen ebenso zwanglos erklärbar ist wie das in der monogenen Gruppe bestehende 1:1-Verhältnis von T- und Ar-Tieren. Dieses Verhältnis bleibt trotz der anfallenden A-Tiere erhalten, da präsumptive T- und Ar-Individuen in gleicher Weise an deren Entstehung beteiligt sind.

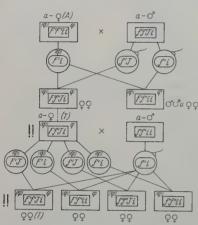


Abb. 4. Das Auftreten von monogenen $g \circ g$ in amphogenen Stämmen.

In diesem Zusammenhang muß auch auf das Auftreten monogener Individuen in amphogenen Stämmen zurückgekommen werden. Ein bestimmter Prozentsatz solcher Ausnahmetiere resultiert mit großer Sicherheit einfach als Ergebnis extrem stark weiblicher oder männlicher Realisatorenkombinationen, die ja als Grenzwerte des sehr variablen Geschlechtsverhältnisses dieses Stammes ohne weiteres zu erwarten sind. — Daneben besteht noch eine weitere Entstehungsmöglichkeit insofern, als der amphogene Stamm noch keineswegs völlig reinerbig für das i-Allel ist, so daß auch der J-Faktor in ihm noch in schwacher Konzentration vertreten ist. Wird nun ein solches Ji- 7 mit einem ii- 9, das aber das F'-Allel in homo- oder hetero-

zygoter Konstellation besitzt, angepaart (Abb. 4), dann werden in dessen Nachkommenschaft u. a. auch "echte" T- $\varsigma \, \varsigma$ der Konstitution F'J auftreten, die nach Paarung mit jedem a- ς eine thelygene Nachkommenschaft ergeben. Hatte es sich bei dem Ausgangs- ς um ein heterozygotes F'f-Tier gehandelt, so muß außerdem noch mit f'f'Ji(φ)-Individuen gerechnet werden, die zu einem großen Teil arrhenogene Nachkommenschaften ergeben. Die aus dem amphogenen Stamm erhaltenen monogenen Ausnahme- $\varsigma \, \varsigma$ sind also höchstwahrscheinlich heterogener Natur; neben "unechten" Monogenen, die ihre Existenz lediglich extremen Realisatorkombinationen verdanken, treten auch "echte" T- und Ar- $\varsigma \, \varsigma$ auf, die ebenso bedingt werden, wie die thelygenen und arrhenogenen $\varsigma \, \varsigma$ des monogenen Stammes.

Weiterhin bleibt zu prüfen, inwieweit sich die nach Kreuzung der beiden Stämme erhaltenen Ergebnisse in unsere Hypothese einfügen. Dabei sind vor allem zwei Gegebenheiten zu berücksichtigen, die eine deutliche Abweichung gegenüber den bisherigen Befunden zeigen. Es ist dies einmal die unverkennbare Zunahme der T- $\varphi\varphi$ gegenüber den Ar- $\varphi\varphi$ in der jeweils resultierenden monogenen Gruppe der Kreuzungs- $\varphi\varphi$, sowie das ungefähr gleiche Auftreten amphogener und monogener Nachkommenschaften in a \times ar-Kreuzungen.

Bei den $t \times a$ -Kreuzungen ist das Beibehalten der Reaktionsweise des monogenen Stammes leicht verständlich. Die präsumptiven $T- \circ \circ$, die sowohl ein

F'- wie ein J-Allel besitzen, werden sich auch hier wiederum als thelygen erweisen (Abb. 5). Auch von den verbleibenden präsumptiven Ar- $\varsigma \varsigma$ der Konstitution f'f' wird man kein wesentlich anderes Verhalten erwarten dürfen, als sie es in Paarung mit einem ar- ς gezeigt hätten. Sie besitzen ja schon auf Grund ihrer Abstammung einen sehr schwachen F- und einen starken M-Komplex und können eigentlich

als "feminisierte $\eth \eth$ " angesehen werden; die angepaarten a- $\eth \eth$ werden gleichfalls vorwiegend starke M- und schwache F-Faktoren mitbringen, so daß das arrhenogene Verhalten der $\Diamond \Diamond$ durch sie nicht allzusehr beeinflußt wird.

Dagegen bedarf das in diesen Kreuzungspaarungen gestörte Gleichgewicht zwischen den beiden mono-

genen \$2-Typen einer etwas eingehen-

Abb. 5. Die Bestimmung der 👂 \partial -Typen bei Kreuzungen von t- \partial \partial und a-\partial \mathcal{J}.

deren Betrachtung. Zunächst muß hier berücksichtigt werden, daß mit einem Teil der benutzten a-♂♂, obwohl der M-Komplex auch in ihnen der vorherrschende ist, stärkere F- bzw. schwächere M-Faktoren eingeführt werden, als dies bei Verwendung von ar-♂♂ der Fall ist, da ja die a-Tiere nur selten die extrem männliche Realisatoren-Konstellation der ar-Tiere besitzen. Hierdurch

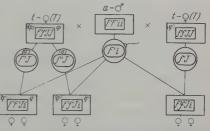


Abb. 6. Der Ausfall von Ar-♀♀in bestimmten t×a-Kreuzungen.

geben hätten; einige von diesen werden nun anstatt einer bisexuellen eine rein weibliche Nachkommenschaft ergeben. Auf Kosten der in einer rein monogenen Paarung entstehenden amphogenen Ausnahmetiere, treten also vermehrt $T-\varsigma\varsigma$ auf. Hieraus wird die Verschiebung des Verhältnisses von Ar- und T-Tieren ohne weiteres verständlich. Andererseits ist auch der ungefähr gleichbleibende Prozentsatz von amphogenen Tieren erklärt, da die beiden ihn modifizierenden Prozesse ja die gleiche Ursache haben und sich auch ungefähr die Waage halten werden.

Zu dieser sicherlich primären Ursache der abgewandelten Verhältnisse gesellt sich noch eine weitere. Bei der nur relativen Bedeutung, die dem F'-Allel in dem amphogenen ii-Stamm zukommt, muß nämlich mit dem gelegentlichen Vorkommen von F'F'ii-33 gerechnet werden, die dann in Kombination mit allen homozygoten JJ-t-22 eine rein weibliche Nachkommenschaft ergeben (Abb. 6); hierdurch wird eine weitere Vermehrung der T-Tiere und eine weitere Verminderung der Ar-Tiere bewirkt, durch die das Mißverhältnis beider zu seiner vollen Höhe gesteigert wird.

Die a \times ar-Kreuzungen lassen auf den ersten Blick ein Verhalten erkennen, das stark von dem aller anderen Kombinationen abweicht, an denen Individuen monogener Abstammung beteiligt sind. Bei diesen Kreuzungen bedürfen zwei Erscheinungen einer Erklärung: einmal das gleichfalls verschobene Verhältnis der T- und Ar-Tiere und zum anderen der relativ hohe Prozentsatz der resultierenden monogenen Nachkommenschaften, der sich sehr wesentlich von dem der reinen a \times ar-Paarungen unterscheidet.

Unter der Voraussetzung, daß der F-Komplex der meisten als Mutter verwendeten a- \Im auch das F'-Allel in homo- oder heterozygoter Kombination er-

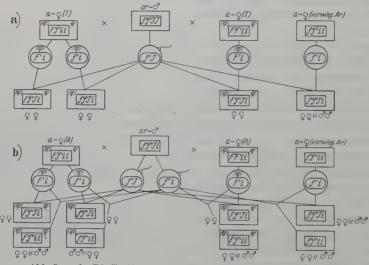


Abb. 7a u. b. Die Bestimmung der ♀♀-Typen in a×ar-Kreuzungen.

hält, werden bei der Paarung solcher ♀♀ mit JJf'f'-♂♂ rein weibliche Nachkommenschaften resultieren, während andererseits die Verwendung von f'f'Ji- 33 nur zweigeschlechtliche Zuchten entstehen läßt (vgl. Abb. 7). Das ungefähre 1:1-Verhältnis der sich in diesen Kreuzungen als monogen bzw. als amphogen erweisenden a- 99 ist danach ohne weiteres verständlich. Es fragt sich jedoch, wie der recht beträchtliche Prozentsatz arrhenogener Tiere in der monogenen Gruppe zu erklären ist, da sich nach der gegebenen Interpretation eigentlich alle monogenen Tiere als thelygen erweisen sollten. Für das Zustandekommen dieser arrhenogenen Tiere muß eine weitere, bisher außer acht gelassene Paarungsmöglichkeit in Betracht gezogen werden. Neben den beiden bisher allein untersuchten a- $\circ\,\circ$ -Sorten (die beide zumindest ein F'-Allel enthalten) muß nämlich noch eine dritte ♀-Form der Konstitution f'f'ii auftreten, die ihr Geschlecht einem F'-freien Realisatorenkomplex verdankt. Solche Tiere werden in Kombination mit ar-33 ganz vorwiegend arrhenogene Nachkommenschaften entstehen lassen, und zwar unabhängig davon, ob ein Ji- oder ein J
J- \updelign als Vatertier diente. Auf diese Weise erklärt sich also einmal das auf den ersten Blick befremdlich anmutende Auftreten arrhenogener $\supsetneq \supsetneq$ in diesen Kreuzungen, die (da solche f'f'- $\supsetneq \supsetneq$ sicherlich in der Minderzahl vorhanden sind) seltener auftreten als die T-Tiere, woraus sich gleichzeitig die ungleiche Häufigkeit beider erklärt. Schließlich

Zusammenfassend kann also gesagt werden, daß die Geschlechtsbestimmung amphogener und monogener Stämme von $Cylisticus\ convexus$ auf polyfaktorieller Grundlage eine völlig ungezwungene Erklärung findet, wenn man zum Verständnis der aberranten Verhältnisse in der monogenen Linie das Zusammenwirken zweier nichtalleler Faktoren voraussetzt, von denen einer ein prädeterminierend wirkender, dominanter, relativer F-Realisator (F') ist, während der andere ein gleichfalls dominantes spezifisch auf F' wirkendes Intensivierungsgen darstellt, das F' (bzw. seinem prädeterminierenden Derivat φ) eine abolute Realisatorwirkung verleiht.

Nachdem die Verhältnisse bei Cylisticus geklärt scheinen, fragt es sich, inwieweit sich die Dinge bei anderen Oniscoideen mit der hier vorgeschlagenen Erklärung vereinen lassen. Einer solchen Übertragung auf Trichoniscus stehen allerdings gewisse Schwierigkeiten entgegen. Diese liegen nicht so sehr in einem tatsächlichen Gegensatz zwischen Befunden und Hypothese, als vielmehr in der oft unzureichenden Wiedergabe bestimmter Beobachtungen, die für eine kritische Beurteilung beider Erklärungsmöglichkeiten von Bedeutung sind. So macht sich beispielsweise das Fehlen detaillierter Angaben über den Geschlechtstyp der mit ar-33 angepaarten a-44 sehr störend bemerkbar, da gerade die Ergebnisse dieser Kreuzung bei Cylisticus ein sehr wesentliches Argument gegen die Bedeutungslosigkeit des 3 und damit gegen die plasmatische Vererbung des Phänomens ergaben.

Eine weitere Schwierigkeit ergibt sich aus der Tatsache, daß die Begriffe in der vorliegenden Mitteilung nicht immer genau so gefaßt werden konnten, wie sie von Vandel verstanden werden. So wird vor allem der Begriff der Monogenie von diesem offensichtlich in einem wesentlich weiteren Sinne gefaßt, als dies hier der Fall ist. Von ihm werden noch Nachkommenschaften, in denen $20\,\%$ und mehr des entgegengesetzten Geschlechts auftreten, unbedenklich als monogen registriert, und in einigen Fällen (z. B. Arm. vulgare) geht er soweit, die Existenz amphogener Tiere mehr oder weniger vollständig in Frage zu stellen, obwohl zahlreiche Individuen ein ausgesprochen amphogenes Verhalten zeigen. Diese Anschauung ist wohl darauf zurückzuführen, daß er alle von einem 1:1-Verhältnis stärker abweichenden & J-Indices durch die Wirksamkeit einer gerichteten Reduktion verstanden wissen will, die ihrerseits wiederum das Ergebnis des plasmonbedingten Monogenie-Faktors darstellt. Unter diesem Gesichtspunkt müssen dann folgerichtigerweise alle nicht zufallsbedingten Abweichungen von einem normalen 1:1-Verhältnis als unvollkommene Monogenie-Erscheinungen aufgefaßt werden. Diese extrem weite Auffassung der Monogenie ist also offensichtlich eine Folgeerscheinung des Interpretationsmodus und nicht eine ihn bedingende Ursache. Da nun aber schwer verständlich erscheint, warum der doch durchaus einheitliche plasmatische Monogenie-Faktor eine derart variable Manifestation innerhalb der gleichen Population zeigen solle, wie sie in den in weiten Grenzen schwankenden 3-Indices der monogenen Trichoniscus zum Ausdruck kommt, und außerdem diese Häufigkeitskurven der 3-Indices gerade bei Trichoniscus (wie auch bei Cylisticus) gegen eine solche weite Fassung der Monogenie sprechen (die thelygenen und arrhenogenen Maxima werden durch Minima, die höchstens bis zu 10% bzw. 90% gegen das Zentrum vorgeschoben sind, von dem mittleren amphogenen Kurvengipfel getrennt), ist es sicherlich berechtigt, die hier zugrunde gelegte engere Fassung der Monogenie als die den Tatsachen am besten entsprechende anzusehen.

Unter dieser Voraussetzung erscheint es nur selbstverständlich, daß, bei ausreichender Heterozygotie der autosomalen Realisatorenkomplexe, starke Schwankungen der 3-Indices in den Nachkommenschaften verschiedener ♀♀ auftreten müssen, wobei in Einzelfällen auch eingeschlechtliche Nachkommenschaften als Extremwerte einer derartigen polyfaktoriellen Aufspaltung vorkommen können. Das Verhalten aller Arten ohne ausgesprochene Monogenie ist so ganz zwanglos zu verstehen. Auch die Tatsache, daß bei zwei dieser Arten (Ch. sicula und Porc. laevis) das weibliche Geschlecht stark überwiegt, fügt sich ohne Schwierigkeit in das polyfaktorielle Prinzip ein. Es ist leicht verständlich, daß gelegentlich eine im Durchschnitt relativ starke weiblich determinierende Realisatorenkombination einer relativ schwachen männlich determinierenden gegenüberstehen kann, woraus sich dann ein solches Verhalten ergeben muß. Logischerweise sollte man auch das Umgekehrte — also starke durchschnittliche 3-Häufigkeit — erwarten. Vandel führt kein Beispiel für ein solches Überwiegen der 33 an und auch ich vermag hierfür nur einige mama-Linien von Porc. scaber sowie vv-Linien einiger Tracheoniscus-Arten anzuführen. Die große Seltenheit eines solchen Typs leuchtet aber ein, wenn man bedenkt, daß derartige Realisator-Kombinationen einen ausgesprochen negativen Selektionswert haben, da durch sie die durchschnittliche Populationsgröße in ganz erheblichem Maße abgesenkt wird. Daß sich eine solche Erscheinung gerade in den mama-Linien von P. scaber findet, hat seinen Grund in der starken Anreicherung von verweiblichenden Ma-Allelen in fast allen Populationen derselben, so daß wir es hier offenbar mit einer ausgleichenden Sekundärerscheinung zu tun haben.

Ebenso wie das Verhalten dieser Arten finden aber die in der amphogenen Gruppe vorliegenden Verhältnisse durch das gleiche Prinzip eine völlig zwanglose Erklärung. Dies trifft in vollem Maße auch für die amphogenen Trichoniscus zu. Vandels Angabe, daß er unter der Nachkommenschaft von A-♀♀ niemals Monogene fand, findet ihre hauptsächliche Erklärung in seiner sehr engen Fassung der Amphogenie; in der Nachkommenschaft von Tieren, deren Realisatorensysteme so gegeneinander ausgewogen sind, daß sie stets ein ungefähres 1:1-Verhältnis der Geschlechter entstehen lassen, wird man natürlich so gut wie nie das Auftreten einer extremen eingeschlechtlichen Kombination erwarten dürfen. Dieses Bild würde sich aber zweifellos wesentlich ändern, wenn der Amphogeniebegriff ebenso wie bei Cylisticus gefaßt würde.

Daß in bestimmten Ausnahmefällen auch bei Trichoniscus monogene Individuen in der Nachkommenschaft A- $\varphi\varphi$ entstehen, ergibt sich aus dem Verhalten

der "mixtes"- $\varphi\varphi$, die als amphogene Individuen angesehen werden müssen. Vandel gibt keine Hinweise zum Verständnis des Verhaltens solcher Tiere, und eine befriedigende Erklärung derselben ist wohl auf der Grundlage einer plasmatischen Vererbung nur unter großen Schwierigkeiten durchzuführen. An Hand der hier vorgeschlagenen Erklärung ist die Entstehung solcher $\varphi\varphi$ jedoch (vgl. Abb. 8) unschwer verständlich. Sie stellen das Ergebnis einer durch die Paarung heterozygoter Ji-Eltern entstandenen F'f'ii (φ)-Kombination dar. Solche Tiere werden sich dank des prädeterminierenden Einflusses der mütterlichen F'J-Kombination als $\varphi\varphi$ erweisen, die jedoch, wenn sie zufällig wiederum mit Ji- $\delta \delta$ gepaart werden, eine zweigeschlechtliche Nachkommenschaft ergeben müssen, in welcher wiederum monogene und amphogene Individuen auftreten.

Die allelogenen ♀♀ zeigen demgegenüber insofern ein merkwürdiges Verhalten, als der Großteil ihrer Töchter sich arrhenogen oder thelygen verhält. Wie schon angedeutet, ist diese Gruppe noch sehr problematischer Natur, und es wird weiterer Untersuchungen bedürfen, um deren wahre Natur zu klären. Das sehr unregelmäßige Verhalten sowohl der allelogenen ♀♀ selbst wie auch der Nachkommenschaft derselben

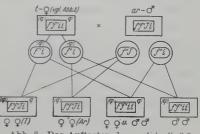


Abb. 8. Das Auftreten der "mixtes"-99.

weist aber darauf hin, daß es sich dabei wohl um extreme Kombinationen von realiter amphogener Natur handeln könnte. Die Angabe, daß in deren Nachkommenschaft fast nur Monogene vertreten seien, spricht durchaus nicht gegen eine solche Auffassung, denn unter diesen findet sich ein weit überwiegender Prozentsatz von unvollkommen Monogenen, die gut amphogener Natur sein können, und sogar ein nicht unbeträchtlicher Prozentsatz von wirklich Amphogenen ("mixtes"- und allelogenen \mathfrak{P}).

Sieht man von dieser etwas fragwürdigen Gruppe ab, so kann festgestellt werden, daß zwischen dem Verhalten von Trichoniscus und Cylisticus eine erstaunlich gute Übereinstimmung besteht, die die Ausdehnung der hier vorgeschlagenen Interpretation auf Trichoniscus ohne weiteres rechtfertigt. Dies ist um so mehr der Fall, als durch sie eine ganze Anzahl von Tatsachen (Entstehung von Ar- $\varphi \varphi$ unter den t-Tieren, Auftreten der "mixtes"- $\varphi \varphi$, starke Schwankungen der δ -Indices usw.) unschwer erklärt werden können, die sonst vollständig unerklärt bleiben.

Allerdings blieb bis jetzt eine Divergenz im Verhalten beider Arten unerwähnt, die darin besteht, daß bei Trichoniscus gelegentlich t-Nachkommenschaften auftreten, deren sämtliche Individuen arrhenogen sind. Keine der beiden Erklärungsmöglichkeiten vermag dies ohne weitere Hilfsmaßnahmen zu erklären. Während sich die neue Hypothese indessen durch eine leichte Modifikation auch dieser Gegebenheit anpassen läßt, ist eine solche Möglichkeit im anderen Falle offensichtlich ebensowenig möglich wie im Falle des Auftretens von Ar- und $T-\varsigma \varphi$ nebeneinander. Diese Modifikation bestünde in der Annahme, daß bei Trichoniscus (im Gegensatz zu Cylisticus) die prädeterminierende Wirkung der F'J-Kombination noch auf einen mehr oder weniger großen Teil der F_2 -Generation ausgedehnt sein kann, so daß auf Grund dieser anormal verlängerten Wirkung

auch f'f'JJ (φ) -Individuen, die eigentlich arrhenogen sein sollten, noch einmal $\varphi \varphi$ entstehen lassen, deren Nachkommenschaft sich aber dann in allen Fällen als rein männlich erweisen müßte. Auch diese Divergenz stellt also keinen ernst zu nehmenden Gegensatz zwischen dem Verhalten beider Arten dar.

Die bei Armadillidium gefundenen Verhältnisse stehen gleichfalls in keinem Gegensatz zu dem Verhalten der beiden anderen Arten. Der einzige Unterschied besteht darin, daß Arm. vulgare noch nicht so eingehend untersucht wurde wie die zuvor besprochenen Asseln. Der Gegensatz, der sich zwischen den Arbeiten Howards und Vandels bezüglich der Interpretation der Monogenie dieser Art ergeben hat, beruht dabei wohl mehr auf grundsätzlichen Erwägungen als auf verschiedenen Befunden. Auch diese Art fügt sich daher ohne weiteres in die vorgeschlagene Hypothese ein.

Nach alledem scheint die abschließende Feststellung gerechtfertigt, daß die vorgeschlagene Erklärung der Monogenie auf polyfaktorieller Grundlage bei allen untersuchten Arten den gegebenen Tatsachen weitaus besser gerecht wird als die bisher benutzte; es erscheint daher nur natürlich, der neuen Hypothese auf Grund dieser Tatsache den Vorzug zu gewähren. Ihr endgültiger Beweis wird allerdings noch weiterer eingehenderer Untersuchungen bedürfen.

F. Zusammenfassende Diskussion des Geschlechtsbestimmungsmodus der Isopoden.

Schon in der Einleitung wurde auf die große Variabilität hingewiesen, die die Geschlechtsbestimmung der Isopoden auszeichnet. So konnten alternierender und latenter Hermaphroditismus, Parthenogenese, Monogenie, die Wirksamkeit relativer Geschlechtsrealisatoren und anderes sichergestellt werden. Nicht gefunden wurde dagegen, trotz zahlreicher untersuchter Arten, ein auch nur einigermaßen gesicherter Fall einer normalen, durch einen Heterochromosomenmechanismus kontrollierten Geschlechtsbestimmung. Weder cytologische noch genetische Befunde sprechen für das Vorhandensein dieses Geschlechtsbestimmungsmodus, und alle eingehender geprüften Arten lassen darüber hinaus ein Verhalten erkennen, das einem solchen direkt zuwiderläuft.

Unter diesen Umständen scheint die Frage naheliegend, ob diese Form der Geschlechtsbestimmung bei den Isopoden überhaupt vorkommt. Ein endgültiger Entscheid kann natürlich bei dem augenblicklichen Stand unserer Kenntnisse noch nicht gefällt werden. Nichtsdestoweniger scheint es gerechtfertigt, die Wahrscheinlichkeit der verschiedenen Geschlechtsbestimmungsmöglichkeiten gegeneinander abzuwägen und zu prüfen, welche von ihnen durch die bestehenden Tatsachen am besten gestützt wird. Bei einer solchen Gegenüberstellung verdienen zwei grundlegende Tatbestände besondere Berücksichtigung. Einmal das schon mehrfach betonte Fehlen eines die Annahme eines Heterochromosomenmechanismus auch nur wahrscheinlich machenden Befundes, und zum anderen die Tatsache, daß der polyfaktorielle Geschlechtsbestimmungsmodus für einige Landasseln (Porcellio und Tracheoniscus) schon so gut wie erwiesen ist und die Monogenie zahlreicher weiterer Arten auf der gleichen Grundlage nicht nur ihre ungezwungenste, sondern in mancher Hinsicht sogar ihre einzig mögliche Erklärung findet.

Für das Vorhandensein polyfaktorieller Geschlechtsbestimmung sprechen also nahezu alle Tatsachenbefunde. Der Nachweis relativer Geschlechtsrealisatoren hat zur Annahme einer solchen Erscheinung geführt, die Monogenie und die stark schwankenden 5-Indices vieler nichtmonogener Landisopoden finden in ihr die einzig brauchbare Erklärung und der in dieser Gruppe verschiedentlich nachgewiesene Latenthermaphroditismus ist gleichfalls—wie schon Kosswig an dem latenthermaphroditen Xiphophorus überzeugend nachgewiesen hat — mit einer solchen Auffassung aufs beste zu vereinen.

Sie wird zudem noch sehr durch neuere Arbeiten von Bacci, Montalenti u. a. gestützt, die zeigen, daß der polyfaktorielle Geschlechtsbestimmungsmodus offenbar unter den niederen Wirbellosen weit verbreitet ist.

Diese dominierende Stellung, die der polyfaktoriellen Geschlechtsbestimmung bei den Isopoden zugesprochen werden muß, gewinnt noch an Wahrscheinlichkeit, wenn man bedenkt, daß schon das jetzt vorliegende Tatsachenmaterial erlaubt, eine nahezu lückenlose Übergangsreihe zwischen den beiden gegebenen Extremen zu konstruieren, die — so hypothetischer Natur sie auch sein mag — doch geeignet ist, eine Vorstellung von der Evolution des Monogeniephänomens zu vermitteln. Als erster Ausgangspunkt für eine solche Entwicklungsreihe können die primitiven Arten mit alternierendem Hermaphroditismus angesehen werden, auf die als nächste Stufe die latenthermaphroditen Formen folgen.

Der nächste Schritt würde dann durch die amphogenen, polyfaktoriell geschlechtsbestimmten Formen repräsentiert, wobei im Einzelnen eine große Mannigfaltigkeit in der Variationsbreite und den Werten der J-Indices möglich ist; extreme 3-Häufigkeit wird allerdings infolge ihres ausgesprochen negativen Selektionswertes realiter kaum gefunden werden. Infolge extremer Realisatorkombinationen können schon in dieser Gruppe ganz vereinzelt eingeschlechtliche Nachkommenschaften auftreten, eine Erscheinung, die jedoch mit eigentlicher Monogenie noch nicht identifizierbar ist. Diese kommt vielmehr erst dann zustande, wenn eine Kombination weniger Allele (in den geprüften Fällen waren es zwei; es ist aber auch denkbar, daß es deren mehrere oder auch nur eines sind) absolute Epistasie über den restlichen Realisatorenkomplex erlangt. In allen bekannten Fällen wird durch eine derartige Kombination Thelygenie bedingt; jedoch ist ebensogut eine derart bedingte Arrhenogenie möglich. Als erste Entwicklungsstufe der Monogenie sollte man danach also Arten erwarten, die nur einen monogenen Q-Typ neben dem amphogenen besitzen; in Chaet. elongata und Hapl. danicus sind solche Formen tatsächlich nachgewiesen worden. Infolge des starken Überwiegens eines Geschlechts wird nunmehr eine selektiv bedingte Anreicherung von Faktoren begünstigt, die bevorzugt das entgegengesetzte Geschlecht realisieren, um so wenigstens im Rahmen der Gesamtpopulation zu einem Ausgleich des Geschlechtsverhältnisses zu gelangen. Einer solchen Anhäufung männlich determinierender Realisatoren verdanken die in den bisherigen Untersuchungen beobachteten arrhenogenen 👓 (im Zusammenwirken mit der prädeterminierenden Wirkungsweise ihrer Thelygenie bedingenden Allelkombination) ihre Existenz. Diese hypothetische Entwicklungsreihe gibt im übrigen nicht nur eine recht gute Vorstellung von dem Entwicklungsgang, den die Geschlechtsbestimmung in dieser Gruppe möglicherweise gegangen sein kann, sondern darüber hinaus auch davon, in wie mannigfaltiger und plastischer Weise die

Natur auch ohne das Vorhandensein eines so starren Mechanismus, wie es die Heterochromosomen sind, das Ziel einer ungefähren Gleichheit beider Geschlechter erreichen kann.

Diese Untersuchungen wurden am Kaiser-Wilhelm-Institut für Rebenzüchtungsforschung in Müncheberg (Mark) bzw. dessen Nachfolge-Institut, dem Forschungsinstitut für Rebenzüchtung, Geilweilerhof, durchgeführt. Dem Direktor des Instituts, Herrn Professor Dr. B. Husfeld, bin ich für die stete Unterstützung, mit der er mir die Weiterführung meiner Arbeiten ermöglichte, zu größtem Dank verpflichtet. Daneben gilt mein besonderer Dank meiner lieben Frau, deren unentwegten Mitarbeit bei der Pflege der Zuchten ich es verdanke, daß die Arbeiten auch während meiner fast 5jährigen kriegsbedingten Abwesenheit voll weitergeführt werden konnten, und die somit einen wesentlichen Anteil am Zustandekommen dieser Untersuchungen hat.

G. Zusammenfassung der Ergebnisse.

- 2. In ingezüchteten amphogenen Stämmen treten vorzugsweise wieder amphogene \mathcal{G} auf, daneben jedoch auch ein gewisser Prozentsatz monogener Individuen. Die \mathcal{G} -Indices dieser amphogenen \mathcal{G} variieren in sehr weiten Grenzen; doch sind Tiere mit einem mittleren Index am häufigsten.
- 3. Die Paarung von QQ thelygener mit dG arrhenogener Abstammung ergibt umgekehrt ganz überwiegend monogene, daneben aber noch eine kleine Anzahl amphogener Nachkommenschaften.
- 4. Unter den monogenen $\varphi \varphi$ beider Kombinationen treten T- und Ar-Tiere in einem unverkennbaren 1:1-Verhältnis auf. In seltenen Fällen konnten auch Nachkommenschaften, in denen nur T- $\varphi \varphi$ auftraten, gefunden werden.
- 5. $\varphi \varphi$ thelygener Abkunft lassen, mit $\sigma \circ \sigma$ aus dem amphogenen Stamm gekreuzt, durchweg das gleiche Verhalten erkennen, wie wenn sie mit $\sigma \circ \sigma$ arrhenogener Herkunft angepaart worden wären. Jedoch überwiegen bei dieser Kombination unter den resultierenden monogenen $\varphi \circ \sigma$ die T-Tiere die Ar-Tiere um ungefähr das Doppelte.
- 6. Die reziproke Kombination (φ aus dem amphogenen Stamm mit δ arrhenogener Abkunft) läßt ungefähr je zur Hälfte amphogene und monogene Nachkommenschaften entstehen. In der monogenen Gruppe findet sich das gleiche Überwiegen der T- φ wie in der reziproken Kombination.
- 7. Die wenigen bisher vorliegenden monogenen Inzuchtpaarungen von Ausnahme- $\varphi \varphi$ arrhenogener Abkunft mit ihren Brüdern, bzw. von Ausnahme- $\delta \delta$ thelygener Abstammung mit ihren Schwestern, haben in allen Fällen arrhenogene Nachkommenschaften gezeitigt.
- $8.~{
 m Die}~{
 m bei}~{\it Cylisticus}$ gefundenen Verhältnisse lassen sich nicht, wie bisher angenommen, durch Annahme weiblicher Heterogametie und plasmonbedingter gerichteter Reduktion erklären.
- 9. Die Tatsachen finden vielmehr ihre ungezwungenste Erklärung auf der Grundlage polyfaktorieller Geschlechtsbestimmung. Zur Erklärung der sehr aus-

geprägten Monogenie und der stark ausgeprägten weiblichen Präponderanz bei deren Vererbung wird das Zusammenwirken eines dominanten relativen Geschlechtsrealisators F' (mit prädeterminierender Wirkung) mit einem gleichfalls dominanten Intensivierungsgen J angenommen, welch letzteres dem ursprünglich nur relativ wirkenden F'-Allel eine absolute Epistasie über das gesamte übrige Realisatorensystem verleiht. Der monogene Stamm zeichnet sich also durch eine sehr weitgehende Homozygotie für das J-Allel, der amphogene demgegenüber durch eine solche für das i-Allel aus.

- 10. Mit Hilfe des vorgeschlagenen Erklärungsmodus lassen sich auch die meisten Besonderheiten in der Geschlechtsbestimmung der anderen monogenen Isopoden besser und vollständiger erklären als bisher. Auch die mehr oder weniger aberranten Geschlechtsverhältnisse vieler nichtmonogener Arten finden auf dieser Grundlage ihre beste Interpretation.
- 11. Es kann mit einiger Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß die polyfaktorielle Geschlechtsbestimmung eine bei den Isopoden allgemein verbreitete Erscheinung ist.

Literatur.

Arcangeli, A.: Ermafroditismo e partenogenesi negli Isopodi terrestri. Monit. zool. ital. 36, 105 (1925). — Bacci, G.: L'inversione del sesso ed il ciclos tagionale della gonade in Patella coerulea L. Pubbl. Staz. zool. Napoli 21, 1 (1947). - Ricerche su Asterina gibbosa (Penn.). -II. L'ermafroditismo in una popolazione di Plymouth. Arch. ital. Zool. 34, 49 (1949). — Osservazioni statistiche sulla determinazione dei sessi in Patella coerulea L. Pubbl. Staz. zool. Napoli 22, 34 (1949). — On two sexual races of Asterina gibbosa (Penn.). Experientia (Basel) 7, 31 (1951). — L'ermafroditismo di Calyptraea chinensis L. e di altri Calyptraeidae. Pubbl. Staz. zool. Napoli 23, 1 (1951). — Amputazione e successione delle fasi sessuali nel Polichete Ophryotrocha puerilis. Boll. Soc. ital Biol. sper. 27, 1 (1951). — BACCI, G., e O. PELLEGRINI: Successione delle fasi sessuali in una popolazione di Calyptraea chinensis L. Sci. Genet. (Torino) 4, 22 (1951). — Breider, H.: Geschlechtsbestimmung und -differenzierung bei Limia nigrofasciata, caudofasciata, vittata und deren Artbastarden. Z. Vererbungslehre 68, 265 (1935). — Über Außenfaktoren, die das Geschlechtsverhältnis bei Xiphophorus helleri kontrollieren sollen. Z. Zool. 146, 383 (1935). — Über das Auftreten von Rudimentärhermaphroditismus nach Kreuzung getrenntgeschlechtlicher Arten. Zool.-Anz., Suppl. 7, 190 (1934). — Juveniles und adultes Geschlechtsverhältnis bei Xiphophorus helleri HECKEL. Z. Vererbungslehre 73, 471 (1937). — Breider, H., u. H. Scheu: Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts innerhalb der Gattung Vitis. Gartenbauwiss. 11, 627 (1938). — CAULLERY, M., et F. MESNIL: Sur l'Hemioniscus balani Buchholz, Epicaride parasite des Balanes. Bull. Sci. France 1900, 316. — Goldschmidt, R.: The Beaded-Minute intersexes in Drosophila melanogaster Meig. J. of Exper. Zool. 112, 233 (1949). — The maternal effect in the production of the Bd-Mintersexes in Drosophila melanogaster. J. of Exper. Zool. 117, 75 (1951). — Hämmerling, J.: Fortoflanzung und Sexualität. Fortschr. Zool., N. F. 2-8, 168, 469 (1936) (1947). — Eine Hypothese zum Homozygotie-Heterozygotieschema der Geschlechtsbestimmung. Biol. Zbl. 57, 507 (1937). — HARTMANN, M.: Die Sexualität. Jena: Gustav Fischer 1943. — Hnl., R.: Parthenogenesis bei Nagana modesta Dollf. (Isopoda). Chromosoma (Heidelberg) 3, 232 (1950). — Howard, H. W.: Monogenic broods in Armadillidium vulgare Latr. Nature (Lond.) 144, 979 (1939). — The genetics of Armadillidium vulgare LATR. 1. A general survey of the problems. J. Genet. 40, 83 (1940). — The genetics of Armadillidium vulgare LATR. II. Studies on the inheritance of monogeny and amphogeny. J. Genet. 44 (1942). -- Jackson, H. G.: Hermaphroditism in Rhyscotus, a terrestrial Isopod. Quart. J. Microsc. Sci. 71, 527 (1928). KNAPP, E.: Bemerkungen zu Geschlechtsbestimmungsfragen. Flora (Jena) N. F. 37, 139 (1943). - Kosswig, C.: Die Geschlechtsbestimmung bei den Bastarden von Xiphophorus helleri und Platypoecilus muculatus und deren Nachkommen. Z. Vererbungslehre 54, 263 II. (1930). — Genotypische und phänetypische Geschlechtsbestimmung bei Zahnkarpfen.

Biol. Zbl. 53, 152 (1933). — Genotypische und phänotypische Geschlechtsbestimmung bei Zahnkarpfen. III. Farbfaktoren als relative Geschlechtsrealisatoren. Roux' Arch. 128, 393 (1933). — Genotypische und phänotypische Geschlechtsbestimmung bei Zahnkarpfen. IV. Zool. Anz. 6, 100 (1933). — Die Geschlechtsbestimmungsanalyse bei Zahnkarpfen. Z. Vererbungslehre 67, 200 (1937). — Genotypische und phänotypische Geschlechtsbestimmung bei Zahnkarpfen. VI. Über polyfaktorielle Geschlechtsbestimmung. Roux' Arch. 133, 140 (1935). — Die Geschlechtsbestimmung in Kreuzungen zwischen Xiphophorus und Platypoecilus. Tatsachen und Deutungen, zugleich eine Erwiderung auf Goldschmidts und Häm-MERLINGS Kritik. C. r. Fac. Sci. Univ. Istanbul 4, 1 (1939). — Mitteilungen zum Geschlechtsbestimmungsproblem bei Zahnkarpfen. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, sér. B 6, 1 (1941). — Kosswig, C., u. H. Breider: Neue Ergebnisse der Geschlechtsbestimmungsanalyse bei Zahnkarpfen. Zool. Anz. Suppl. 10, 275 (1937). - DE LATTIN, G.: Untersuchungen über die Farbvariabilität der Isopoden. I. Über genotypische und modifikative Pigmentreduktion. Zool. Anz. 125, 309 (1939). — Ein Farbgen als relativer Geschlechtsrealisator bei Porcellio scaber (Isopoda), Naturwiss, 36, 89 (1949). — Farbgene und Geschlechtsbestimmung in der Gattung Tracheoniscus (Isop.). Verh. dtsch. zool. Ges. 1950, 31. — Über die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts einiger Oniscoideen (Crust., Isop.). I. Mitteilung. Untersuchungen über die geschlechtsbeeinflussende Wirkung von Farbfaktoren bei Porcellio und Tracheoniscus. Z. Vererburgslehre 84, 1 (1951). — LEBEDEFF, G. A.: A study of intersexuality in Drosophila virilis. Genetics 24, 553 (1939).—LEGRAND, J. J., et A. VANDEL: Le développement postembryonaire de la gonade chez les isopodes terrestres, normaux et intersexués. I. Evolution morphologique de la gonade. Bull. biol. France et Belg. 82, 1 (1948). — LAICHMANN: Naturgeschichte der Isopoden. Biblioth. Zool. 3, 44 (1891). -- Mainx, F.: Die Sexualität als Problem der Genetik. Jena: Gustav Fischer 1933. - MAYER, P.: Carcinologische Mitteilungen, 6, Mitt. Zool. Stat. Neapel 1, 165 (1879). — Montalenti, G.: Studi sull ermafroditismo dei cimotoidi. I. Emetha audouinii (M. Edw.) e Anilocra physodes (L.). Pubbl. Staz. zool. Napoli 18, 337 (1941). — Recherches récentes sur la sexualité dans les crustacés et les mollusques. XIII. Congr. Int. Zool. Paris 1948 S. 162. 1949. — Evoluzione della sessualita. Accad. Naz. Lincei 22, 80 (1950). — Nichols, M. L.: The spermatogenesis of Oniscus asellus Linné with especial reference to the history of the chromatin. Proc. Amer. Philos. Soc. 41, 77 (1902). — Comparative studies in Crustacean spermatogenesis. J. of Morph. 20, 461 (1909). — RADU, V.: Les émissions nucléaires dans le canal déférent de l'Armadillidium vulgare. C. r. Soc. Biol. Paris 3, 75 (1930). — Spermatogeneza la Armadillidium. Mem. Sect. Stiintif. III. s. 8, 112 (1931). — Reinhard, E. G.: Experiments on the determination of sex in the Bopyrid Stegophryxus hyptius Thompson. Biol. Bull. Mar. Biol. Labor. Wood's Hole 96, 17 (1949). — Reverberi, G.: Ancora sulla transformazione sperimentale del sesso nei Bopiridi. La transformazione delle femmine giovanni in maschi. Pubbl. Staz. zool. Napoli 21, 81 (1947). — Reverberi, G., e M. Pittoti: Il ciclo biologico e la determinazione fenotipica del sesso di Ione thoracica Montagu, bopiride parasita di Callianassa laticauda Otto. Pubbl. Staz. zool. Napoli 19, 291 (1942). — Rust, W.: Genetische Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmungstypen bei Zahnkarpfen unter besonderer Berücksichtigung von Rückkreuzungen mit Platypoecilus variatus. Z. Vererbungslehre 79, 336 (1941). — Schwier, H.: Geschlechtsbestimmung und -differenzierung bei Macropodus opercularis, concolor, chinensis und deren Artbastarden. Z. Vererbungslehre 77, 291 (1939). — Sexton, E. W., and J. S. Huxley: Intersexes in Gammarus chevreuxi and related forms. J. Mar. Biol. An. Plymouth 12, 506 (1919—1922). — Sugiyama, M.: The spermatogenesis of Asellus nipponensis. J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. IV 3, 169 (1933). — VANDEL, A.: Gigantisme et triploidie chez l'Isopode Trichoniscus (Spiloniscus) provisorius RACOVITZA. C. r. Soc. Biol. Paris 47, 106 (1927). — La parthénogénèse géographique. II. Les máles triploides d'origine parthénogénétique de Trichoniscus (Spiloniscus) elisabethae Herold. Bull. biol. France et Belg. 68, 419 (1934). — Le mode de répartition des sexes chez Trichoniscus (Spiloniscus) provisorius. II. Femelles deutérogènes et femelles monogènes. C. r. Acad. Sci. Paris 203, 825 (1936). — Le mode de répartition des sexes chez Trichoniscus (Spiloniscus) provisorius. L'hérédité de la monogénie. C. r. Acad. Sci. Paris 203, 1188 (1936). — Recherches sur la sexualité des Isopodes. III. Le déterminisme du sexe et de la monogénie chez Trichoniscus (Spiloniscus) provisorius. Bull. biol, France et Belg. 72, 147 (1938). — Les chromosomes des Asellotes. C. r. Acad. Sci. Paris 206, 621 (1938). — Les conditions de la monogénie chez l'isopode terrestre, Chaetophiloscia

elongata (Dollfuss). C.r. Acad. Sci. Paris 208, 1682 (1939). — Sur le mode de répartition des sexes chez l'isopode terrestre, Armadillidium vulgare (Latr.). C.r. Acad. Sci. Paris 208, 1050 (1939). — Nouvelles récherches sur la monogénie et son hérédité chez Armadillidium vulgare (Latr.). C.r. Acad. Sci. Paris 210, 550 (1940). — Récherches sur la sexualité des Isopodes, VI. Les phénomènes de monogénie chez les Oniscoides. Bull. biol. France et Belg. 75, 316 (1941). — Recherches sur la génétique et la sexualité des Isopodes terrestres. IX. Recherches de génétique de quelque Oniscoides. Bull. biol. France et Belg. 79, 2 (1945). — Recherches sur la génétique et la sexualité des Isopodes terrestres. X. Etude des garnitures chromosomiques de quelques especes d'Isopodes marins, dulçaquicoles et terrestres. Bull. biol. France et Belg. 81, 154 (1947). — Winge, Ö.: The experimental alternation of sex chromosomes into autosomes and vice versa, as illustrated by Lebistes. C. r. Trav. Labor. Carlsberg, sèr. phys. 21, 1 (1934). — Witschi, E.: Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei Tieren. In Handbuch der Vererbungswissenschaften, Bd. 2. Berlin: Gebrüder Bornträger 1929.

Doz. Dr. Gustaf de Lattin, (22b) Siebeldingen/Pfalz über Landau, Forschungs-Institut für Rebenzüchtung, Geilweilerhof, Abteilung für Genetik.

Aus dem Botanischen Institut der Universität Erlangen.

PRÄDETERMINATION DES KEIMVERLAUFES BEI OENOTHERA BERTERIANA.

Kurze Originalmitteilung.

Von

J. Schwemmle.

Mit 8 Textabbildungen.

(Eingegangen am 17. August 1952.)

Im Rahmen der Untersuchungen zur Beantwortung der Frage: "Gibt es eine selektive Befruchtung?" sind im Sommer 1951 folgende reziproke Kreuzungen, jeweils 20, gemacht worden:

 $\begin{array}{ll} \textit{Oenothera Berteriana} \ \text{getupft} & \stackrel{\times}{\underset{\times}{\times}} \textit{Oe. Bert.} \ \text{ungetupft,} \\ \textit{Oe. Bert.} \ \text{getupft normalblättrig} & \stackrel{\times}{\underset{\times}{\times}} \textit{Oe. Bert.} \ \text{ungetupft rinnig.} \end{array}$

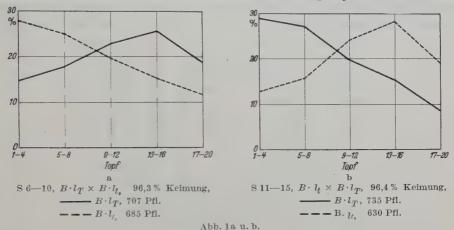
Die ursprüngliche Oe. Berteriana getupft $(B \cdot l_T)$ ist eine isogame Komplexheterozygote, die, bedingt durch die eigenartige Zickzack-Anordnung der in einer Kette oder einem geschlossenen Ring verbundenen 14 Chromosomen in der Metaphase der Meiosis, durch Eizellen und Pollenkörner die Komplexe B (7 B-Chromosomen) und l (7 l-Chromosomen) vererbt. Auf dem Chromosom 9 (l 2) 10 ist der Faktor T zu lokalisieren, der eine Tupfung der Petalen an deren Basis veranlaßt. Bei der Oe. Bert. ungetupft $(B \cdot l_t)$ ist durch hier nicht zu besprechende Kreuzungen das 9 (l 2 T) 10-Chromosom durch das 9 (I 2) 10-Chromosom ohne Tupfungsfaktor von dem I-Komplex der Oe. odorata $(v \cdot I)$ ersetzt. Sonst ist der $l\text{-}\mathsf{Komplex}$ unverändert. Bei der Oe. Bert. rinnig (B $\cdot\,l_{Ri}$), ebenfalls mit dem 9 (I 2) 10-Chromosom, ist dieses durch den Faktor Ri markiert, der, mutativ entstanden, eine eigenartige Zusammenrollung der Blätter bewirkt. Bei der Selbstung der $\textit{Oe. Bert.}\ (B \cdot l)$ haben wir selektive Befruchtung. Die B-Pollenschläuche befruchten nur die Samenanlagen mit den l-Eizellen, kurz l-Samenanlagen, die l-Schläuche nur die B-Samenanlagen. Nicht anders ist es bei den oben angegebenen Kreuzungen, von denen jeweils 5 aufgezogen wurden¹. Die Protokollnummern sind in der nachfolgenden Aufstellung mit angegeben. Bei den in den Kreuzungen aufgetretenen Komplexheterozygoten ist die Eizellsorte jeweils zuerst geschrieben.

S 6—10: (Oe. Bert. getupft \times ungetupft) $B \cdot l_T \times B \cdot l_t = B \cdot l_t + l_T \cdot B$ (Oe. Bert. ungetupft + getupft), S 11—15: (Oe. Bert. ungetupft \times getupft) $B \cdot l_t \times B \cdot l_T = B \cdot l_T + l_t \cdot B$ (Oe. Bert. getupft + ungetupft) S 16—20: (Oe. Bert. getupft \times rinnig) $B \cdot l_T \times B \cdot l_R i = B \cdot l_R i + l_T \cdot B$ (Oe. Bert. rinnig + getupft) S 21—25: (Oe. Bert. rinnig \times getupft) $B \cdot l_R i \times B \cdot l_T = B \cdot l_T + l_R i \cdot B$ (Oe. Bert. getupft + rinnig)

Die Keimlinge der einzelnen Aufzuchten wurden jeweils zu 15 in Töpfe pikiert und diese durchnumeriert. Ein besonderer Vorteil ist es, daß die Kreuzungen schon ausgezählt werden können, wenn die jungen Pflanzen noch in den Töpfen

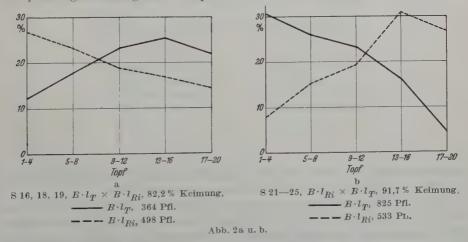
¹ Auch an dieser Stelle sei der technischen Assistentin Frl. Laux für die unermüdliche und verständnisvolle Mitarbeit herzlich gedankt, ebenso dem Universitätsbund Erlangen, der die Mittel für die Beschaffung von Behelfskästen bewilligte; ohne diese wären die Untersuchungen in dem großen Umfange nicht durchzuführen gewesen.

sind. Schon nach Ausbildung der ersten Folgeblättchen sind die rinnigen $B \cdot l$ eindeutig von den nicht rinnigen zu unterscheiden. Wegen der pleiotropen Wirkung der Faktoren T bzw. t sind bei den ungetupften $B \cdot l$ die Hauptnerven der auch etwas schmäleren Blätter rot überlaufen; bei den getupften $B \cdot l$ sind diese



nicht oder nur ganz wenig gefärbt. Zur Sicherheit wurden alle Kreuzungen 2mal ausgezählt; dabei ergaben sich nur ganz geringfügige Differenzen.

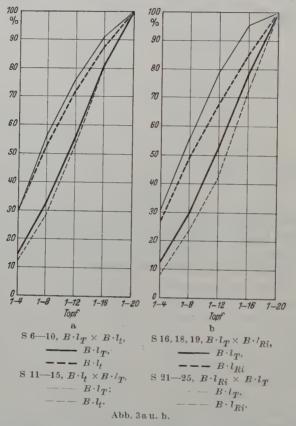
Es fiel nun auf, daß z.B. bei den Kreuzungen $B \cdot l_T \times B \cdot l_t$ die $B \cdot l_T$ und $B \cdot l_t$ nicht gleichmäßig auf die Töpfe verteilt waren. In den ersten Töpfen waren



es mehr ungetupfte $B \cdot l$, in den letztpikierten mehr getupfte $B \cdot l$. Die, kurz gesagt, $B \cdot l_t$ -Samen müssen demzufolge rascher gekeimt haben als die $B \cdot l_T$ -Samen. Entsprechendes konnte auch bei anderen Aufzuchten beobachtet werden.

Um den möglichen Unterschied im Keimverlauf zu erfassen, wurde z. B. für die Kreuzungen $B \cdot l_T \times B \cdot l_t$ ermittelt, wieviel es in den Töpfen 1—4, 5—8, 9—12 usw. $B \cdot l_T$ bzw. $B \cdot l_t$ waren, und der prozentuale Anteil, jeweils bezogen auf den Gesamtbetrag der $B \cdot l_T$ bzw. $B \cdot l_t = 100\%$, berechnet. Da die einzelnen Aufzuchten, z. B. S 6—10, gleich ausfielen, konnten sie zusammengefaßt werden.

Daraus ergibt sich dann die graphische Darstellung, für die $B \cdot l_T \times B \cdot l_t$ -Kreuzungen die der Abb. Ia. Die Keimung war im wesentlichen nach 4 Tagen abgeschlossen. Also sind an einem Tage mehr als 4 Töpfe pikiert worden. Da aber jeweils zuerst die Samen mit den längsten Wurzeln pikiert wurden, in die letzten Töpfe aber solche, bei denen gerade die Wurzel sichtbar war, ist die Einteilung in die obigen Vierergruppen der Töpfe durchaus berechtigt. Der Verlauf



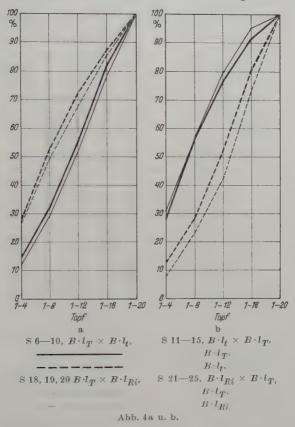
der Kurven zeigt denn auch, daß die Keimgeschwindigkeit der möglichen Typen bei den verschiedenen Kreuzungen richtig erfaßt wurde.

Bei den 5 Kreuzungen $B \cdot l_T \times B \cdot l_t$ (S 6—10) mit einem Keimprozent von 96,3% wurden bei 2,5% Ausfall (bezogen auf die Zahl der pikierten Keimlinge) 707 $B \cdot l_T$ und 685 $B \cdot l_t$ gezählt. Aus der Abb. 1a ist zu entnehmen, daß die $B \cdot l_t$ -Samen rascher keimten als die $B \cdot l_T$ -Samen; der Anteil der $B \cdot l_T$ in den Töpfen 1—8 ist geringer, um hernach zu überwiegen.

Nun könnte man meinen, daß eben die $B \cdot l_t$ -Samen rascher keimen. Aber das ist nicht immer der Fall, denn bei den Kreuzungen S 11—15: $B \cdot l_t \times B \cdot l_T$ ist es gerade umgekehrt (Abb. I b). Die Samen hatten zu durchschnittlich 96,4% gekeimt. Der Ausfall war mit 1,5% hier geringer. Auf 630 $B \cdot l_t$ kamen 735 $B \cdot l_T$. Diese keimten jetzt aber offensichtlich schneller als die B. l_t .

Entsprechendes konnte bei den $B \cdot l_T \stackrel{\times}{\times} B \cdot l_{Ri}$ -Kreuzungen festgestellt werden.

Von den 5 $B \cdot l_T \times B \cdot l_{Ri}$ Kreuzungen (Abb. 2a) wurden nur 3 (S 16, 18, 19) aufgenommen, deren Samen zu 82,2% keimten, also sehlechter als zuvor. Bei den beiden anderen war die Keimung (69,8%) noch sehlechter. Deshalb waren es insgesamt weniger Keimlinge. Sie konnten infolgedessen nicht mit den anderen zusammengenommen werden. Der Keimverlauf ist aber der gleiche wie bei S 16, 18 und 19. Bei einem Ausfall von 1,3% wurden 364 $B \cdot l_T$ und 498 $B \cdot l_{Ri}$ gezählt.



Letztere keimten offensichtlich schneller. Bei den 5 $B \cdot l_{Ri} \times B \cdot l_T$ -Kreuzungen S 21—25 (Abb. 2b) mit 91,7% Keimung und 1,6% Ausfall waren es 533 $B \cdot l_{Ri}$ und 825 $B \cdot l_T$. Jetzt haben die $B \cdot l_T$ rascher gekeimt.

Der verschiedene Keimverlauf bei den reziproken Kreuzungen ist auch aus den Kurven der Abb. 3 zu entnehmen, bei der diese jeweils zusammengefaßt sind. Auf der Ordinate wurde der prozentuale Anteil in den Töpfen 1—4, 1—8 usw. angegeben.

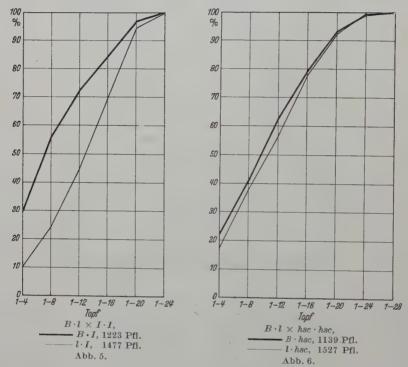
Offensichtlich hat der mütterliche Diplont auf den Keimverlauf keinen Einfluß. Es hätte z.B. wohl sein können, daß die Samen aus der Kreuzung mit $B \cdot l_{Ri} \circ$, die so eigentümliche Blattdeformationen zeigt, langsamer keimen. In diesem Fall hätten die Kurven für die $B \cdot l_T$ und $B \cdot l_R$ aus den Kreuzungen $B \cdot l_{Ri} \times B \cdot l_T$ unter denen für die gleichen Formen aus den Kreuzungen $B \cdot l_T \times B \cdot l_{Ri}$ liegen müssen. Das ist aber nicht der Fall. Wohl aber können wir aus dem

Vergleich der paarweise genäherten Kurven ablesen, daß möglicherweise die $B \cdot l_t$ -Samen langsamer keimen als die $B \cdot l_T$ -Samen (Abb. 3a). Sicher gilt das für die $B \cdot l_{R^i}$ -Samen im Vergleich zu den $B \cdot l_T$ -Samen (Abb. 3b).

In der Abb. 4 sind die Kreuzungen

$$\begin{array}{c} B \cdot l_T \times B \cdot l_t \\ B \cdot l_T \times B \cdot l_{Ri} \end{array}$$
 (Abb. 4a) und $\begin{array}{c} B \cdot l_t \times B \cdot l_T \\ B \cdot l_{Ri} \times B \cdot l_{Ri} \end{array}$ (Abb. 4b)

zusammengefaßt. Auch hier sieht es so aus, als ob die $B \cdot l_{Ri}$ -Samen langsamer keimten als die $B \cdot l_t$ -Samen. Doch ist der Unterschied nicht so auffällig wie bei



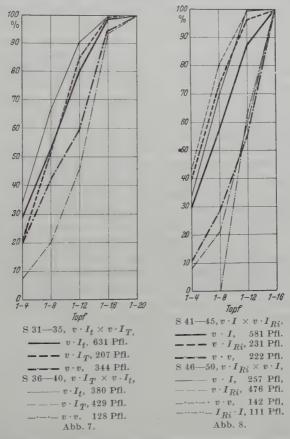
dem Vergleich des Keimverlaufs bei den $B \cdot l_{Ri}$ - und $B \cdot l_T$ -Samen (Abb. 3b). Das wäre verständlich, wenn schon die $B \cdot l_t$ -Samen etwas langsamer keimten als die $B \cdot l_T$ -Samen, wie das aus Abb. 3a entnommen werden könnte.

Mit Sicherheit ergibt sich aber, was natürlich auch schon aus den Abb. 1—3 entnommen werden kann, daß die Samen mit Embryonen von der genetischen Konstitution des jeweiligen Vaters rascher keimen. Bei den $B \cdot l_T \times B \cdot l_t$ -Kreuzungen sind es die $B \cdot l_t$ -Samen, bei den $B \cdot l_T \times B \cdot l_R$ -Kreuzungen die $B \cdot l_R$ -Samen (Abb. 4a). In den $B \cdot l_t \times B \cdot l_T$ - und $B \cdot l_R$ -Kreuzungen keimen die $B \cdot l_T$ -Samen schneller (Abb. 4b), die in den Kreuzungen zuvor langsamer gekeimt hatten.

Die schneller keimenden Samen mit Embryonen der genetischen Konstitution des Vaters sind diejenigen, bei denen B-Eizellen durch l-Pollenschläuche befruchtet wurden. Bei den langsamer keimenden Samen sind l-Eizellen durch B-Schläuche befruchtet worden.

Ganz allgemein können wir also sagen, daß bei den $B \cdot l \times B \cdot l$ -Kreuzungen die Samen mit $B \cdot l$ -Embryonen schneller keimen als die Samen mit $l \cdot B$ -Embryonen, die Eizellen jeweils zuerst geschrieben. Das würde aber bedeuten, daß die B- und l-Eizellen entsprechend prädeterminiert sind.

Ob dabei die B-Eizellen durch den Kern mit dem B-Komplex zur rascheren Keimung der $B\cdot l$ -Samen oder die l-Eizellen durch den Kern mit dem l-Komplex



zur langsameren Keimung der $l \cdot B$ -Samen determiniert sind, ist bis jetzt noch nicht zu entscheiden. Das letztere ist zunächst wahrscheinlicher, denn es wurde immer schon beobachtet, daß die Komplexheterozygoten mit dem l-Komplex langsamer keimen. So keimten die 1477 $l \cdot I$ aus 9 im Jahre 1951 aufgezogenen Kreuzungen der $B \cdot l$ mit der $I \cdot I$, einer Homozygoten mit dem I-Komplex der Oe. odorata $(v \cdot I)$, die mit Berteriana-Plastiden lebensfähig ist, langsamer als die 1223 $B \cdot I$ (Abb. 5). Ebenso ist es in den Kreuzungen der Oe. Bert. mit der homozygoten Oe. argentinea $(ha \cdot ha)$. In 9 Aufzuchten der Kreuzungen der Oe. Bert. mit der homozygoten Oe. scabra $(hsc \cdot hsc)$ hatten bald die $B \cdot hsc$, bald die $l \cdot hsc$ schneller gekeimt. Für die Kurven der Abb. 6 sind die Werte zusammengenommen. Es haben die $l \cdot hsc$ -Samen, wenn überhaupt, nur wenig langsamer als die $B \cdot hsc$ -Samen gekeimt.

Aber all diese Kreuzungen besagen für die obige Frage nichts weiter. Möglicherweise bringen die reziproken Kreuzungen $B \cdot I_t \times B \cdot I_T$, $B \cdot I_t \times B \cdot I_R$,

 $B \cdot l_T \stackrel{\times}{\times} v \cdot I_t$ (Bert. Plasma, Bert. Plastiden), $l_t \cdot v \stackrel{\times}{\times} l_T \cdot v$ eine Klärung. Wie die Keimung bei den verschiedenen möglichen Komplexheterozygoten aus diesen Kreuzungen unter der Annahme, daß die l-Eizellen zur langsameren Keimung der Samen aus eben diesen l-Samenanlagen prädeterminiert sind, verlaufen müßte, ist leicht ablesbar und braucht nicht weiter diskutiert zu werden.

Allerdings ist dabei Voraussetzung, daß nicht auch die v- oder I-Eizellen prädeterminiert sind. Das ist aber offensichtlich nicht der Fall. Es wurden in diesem Frühjahr auch die reziproken Kreuzungen Oe. odorata ungetupft ${}^{\times}_{\cdot}Oe$. odorata getupft $(v \cdot I_t {}^{\times}_{\cdot} v \cdot I_T)$ aufgezogen. Die $v \cdot I_T$ aus den $v \cdot I_t \times v \cdot I_T$ -Kreuzungen haben so gekeimt wie die $I_t \cdot v$ aus eben diesen (Abb. 7). Das gilt besonders für die $v \cdot I_t$ und $I_T \cdot v$ aus den $v \cdot I_T \times v \cdot I_T$ -Kreuzungen (Abb. 7); die Kurven für diese decken sich. Wenn sie über denen für die $v \cdot I_T$ und $I_t \cdot v$ aus den $v \cdot I_t \times v \cdot I_T$ -Kreuzungen liegen, so darf daraus nicht auf eine raschere Keimung geschlossen werden. Es waren insgesamt weniger Pflanzen. Deshalb ist der prozentuale Anteil in den ersten Töpfen natürlich höher.

Das gleiche gilt für die Oe. odorata normalblättrig $\times Oe.$ odorata rinnig $(v \cdot I \times v \cdot I_{Ri})$ -Kreuzungen (Abb. 8). Offensichtlich haben in beiden die $v \cdot I_{Ri}$ -Samen etwas rascher gekeimt als die $v \cdot I$ -Samen. Nichts deutet aber darauf hin, daß die Keimung bei den $v \cdot I_{Ri}$ anders verläuft als bei den $I_{Ri} \cdot v$. Demnach sind weder die I- noch die v-Eizellen bezüglich des späteren Keimverlaufs der Samen aus den Samenanlagen mit diesen prädeterminiert. Die $v \cdot v$ - und besonders die $I \cdot I$ -Samen aus den $v \cdot I_{Ri} \times v \cdot I$ -Kreuzungen keimten viel langsamer.

Damit ist es möglich, durch die oben angegebenen und noch andere Kreuzungen die Frage zu beantworten, ob die *l*-Eizellen für eine verzögerte oder aber die *B*-Eizellen für eine beschleunigte Keimung prädeterminiert sind. Da die Durchführung dieser Versuche noch längere Zeit in Anspruch nimmt, sollte über die seitherigen Befunde schon berichtet werden.

Prof. Dr. J. Schwemmle, Erlangen, Botanisches Institut.

Autorenverzeichnis des 84. Bandes.

- AEPPLI, E., Natürliche Polyploidie bei den Planarien Dendrocoelum lacteum (MÜLLER) und Dendrocoelum infernale (STEINMANN). S. 182.
- BISSINGER, B. S. HARTE, C. S. 251.
- Burla, H., und H. Gloor, Zur Systematik der *Drosophila*-Arten Südwest-Europas. S. 164.
- s. Hadorn, E., H. Gloor und F. Ernst. S. 133.
- Chen, Pei Shen, A comparative study of the oxygen consumption in the three lethal mutants "ltr", "lgl" and "lme" of Drosophila melanogaster. S. 38.
- CHRRISTEN, H. R., Die Embryologie von Rubus idaeus und von Bastarden zwischen Rubus caesius und Rubus idaeus. S. 454.
- ERNST, F. S. HADORN, E., H. BURLA und H. GLOOR. S. 133.
- FALCONER, D. S., und U. SIERTS-ROTH, Dreher, ein neues Gen der Tanzmausgruppe bei der Hausmaus. S. 71.
- GLOOR, H. S. BURLA, H. S. 164.
- s. Hadorn, E., H. Gloor und F. Ernst. S. 133.
- Grob, H., Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an den Speicheldrüsen, dem Darmtraktus und den Imaginalscheiben einer Letalrasse (lgl) von Drosophila melanogaster. S. 320.
- HADORN, E., H. BURLA, H. GLOOR und F. ERNST, Beitrag zur Kenntnis der *Droso-phila*-Fauna von Südwest-Europa. S. 133
- Harte, C., Untersuchungen über die Nachkommenschaft von Heterozygoten der Graminifolia-Koppelungsgruppe von Antirhinum majus. S. 480.
- und B.BISSINGER, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchung der durch die Faktoren fr und ster bedingten Pollensterilität bei Oenothera. S. 251.
- HAUSTEIN, E., Die Endenbezifferung der Chromosomen einiger Oenotheren aus dem Subgenus raimannia. S. 417.

- HOROWITZ, N. H. S. LEUPOLD, U. S. 306.
- Janzer, W., und W. Ludwig, Versuche zur evolutorischen Entstehung der Höhlentiermerkmale. S. 462.
- Käfer, E., Vitalitätsmutationen, ausgelöst durch Röntgenstrahlen bei Drosophilia melanogaster. S. 508.
- LATTIN, GUSTAF DE, Über die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts einiger Oniscoideen (Crust., Isop.). I. Mitteilung. Untersuchungen über die geschlechtsbeeinflussende Wirkung von Farbfaktoren bei Porcellio und Tracheoniscus. S.1.
- Über die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts einiger Oniscoideen (Crust., Isop.). II. Mitteilung. Zur Vererbung der Monogenie von Cylisticus convexus (Deg.) S. 536.
- Leupold, U., und N. H. Horowitz, Über Temperaturmutanten bei *Escherichia coli* und ihre Bedeutung für die "Ein Gen— Ein Enzym"-Hypothese. S. 306.
- LUDWIG, W. s. W. JANZER. S. 462.
- MARQUARDT, H., Die Auslösung von Chromosomenmutationen in der Meiosis durch tiefe Temperatur. S. 169.
- Oehlkers, Fr., Neue Überlegungen zum Problem der außerkaryotischen Vererbung. S. 213.
- PIPKIN, S. B., Seasonal fluctuations in *Drosophila* populations at different altitudes in the Lebanon Mountains. S. 270.
- ROTHE, H., Morphologisch-entwicklungsgeschichtliche und genetische Analyse einer sich variabel manifestierenden Mutation von Antirrhinum majus L. S. 74
- Schwemmle, J., Prädetermination des Keimverlaufes bei Oenothera Berteriana. S. 568.
- SIERTS-ROTH, U. s. FALCONER, D. S. S. 71.
- STAUDT, G., Cytogenetische Untersuchungen an Fragaria orientalis Los. und ihre Bedeutung für Artbildung und Geschlechtsdifferenzierung in der Gattung Fragaria L. S. 361.

Band 84 Inhalt 5. (Schluß-)Heft
HAUSTEIN, E., Die Endenbezifferung der Chromosomen einiger Oenotheren aus dem
Subgenus raimannia. Mit 14 Textabbildungen
CHRISTEN, H. R., Die Embryologie von Rubus ideaus und von Bastarden zwischen
Rubus caesius und Rubus ideaus. Mit 5 Textabbildungen
Janzer, W., und W. Ludwig, Versuche zur evolutorischen Entstehung der Höhlentiermerkmale. Mit 16 Textabbildungen
HARTE, C., Untersuchungen über die Nachkommenschaft von Heterozygoten der
Graminifolia-Koppelungsgruppe von Antirrhinum majus
Käfer, E., Vitalitätsmutationen, ausgelöst durch Röntgenstrahlen bei Drosophilia
melanogaster. Mit 10 Textabbildungen
LATTIN, GUSTAF DE, Über die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts einiger
Oniscoideen (Crust., Isop.). II. Mitteilung. Zur Vererbung der Monogenie von 536
Cylisticus convexus (Deg.). Mit 8 Textabbildungen
8 Textabbildungen
5 Tellisonadangen

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinn der Warenzeichen, und Warenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Aufnahmebedingungen.

Der Inhalt der Arbeit soll dem Gebiet der allgemeinen oder speziellen Genetik, der Cytogenetik, der Grenzfragen der Entwicklungsphysiologie und Genetik, der biophysikalischen Grundlagen der Genetik oder der experimentellen Evolutionsforschung angehören. Arbeiten aus den angewandten Gebieten der Tier- und Pflanzenzüchtung oder der Humangenetik werden nur aufgenommen, wenn die Ergebnisse auch für die Grundlagenforschung wichtig sind.

Die eingereichten Manuskripte müssen völlig druckfertig sein. Der Verlag übernimmt Korrekturkosten nur bis zur Höhe von 10% der Satzkosten. Die Manuskripte sind so kurz und übersichtlich wie möglich zu fassen. Außer der deutschen Sprache kann auch eine der anderen drei Kongreßsprachen verwendet werden.

Die für Petitsatz vorgesehenen Manuskriptteile sind am Rande mit einem senkrechten Strich und Hinzufügung des Buchstabens p zu kennzeichnen.

Autorennamen sind im Manuskript mit großen Buchstaben zu schreiben eder doppelt zu unterstreichen.

Lateinische Tier- und Pflanzennamen, Gensymbole und mathematische Formeln sollen kursiv gedruckt werden und sind im Manuskript gewellt zu unterstreichen, ebenso weitere Hervorhebungen im laufenden Text. Gesperrter Druck wird nicht ausgeführt.

Literaturhinweise sind im Text durch den Namen des Autors mit der Jahreszahl der Veröffentlichung, z. B. Sax 1947, anzuführen; am Schluß der Arbeit ist ein nach Autorennamen alphabetisch geordnetes Literaturverzeichnis zu geben, welches Titel der Arbeit, Titel der Zeitschrift, Bandzahl, Seitenzahl und Jahreszahl enthält; z. B.: Sax, K.: Temperature effects on X-ray induced chromosome aberrations. Genetics 32, 75 (1947).

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, zu bevorzugen sind durch Strichätzung reproduzierbare Figuren. Diagramme sind als Bleistiftzeichnungen einzureichen. Abbildungsbeschriftungen sind ebenfalls nur mit Bleistift anzugeben. Die Abbildungen sind getrennt vom Text auf besonderem Bogen einzureichen. Die Abbildungsunterschriften gehören dagegen zum Text und sind dem Manuskript beizugeben.

Die Hormone

Von Dr. med. Rudolf Abderhalden, Dozent für Physiologie und Pathologie der Hormone, Vitamine und Fermente an der Universität Basel. (Lehrbuch der Physiologie in zusammenhängenden Einzeldarstellungen. Herausgegeben von Wilhelm Trendelenburg † und Erich Schütz.) Mit 46 Abbildungen im Text. VIII, 203 Seiten. 1952.

Aus den Besprechungen: Der Verfasser bezeichnet seine Aufgabe, ein Buch über Hormone zu schreiben, als wenig dankbar, da das Tempo der Forschung und damit die Bekanntgabe neuer Ergebnisse ein fast beängstigendes Ausmaß angenommen haben. Der Leser kann darauf nur antworten, daß die Lösung wohlgelungen ist. Endlich ist einmal die Spreu vom Weizen getrennt. Wer sich in einzelnen Abschnitten auf Grund eigener Arbeit als urteilsfähig betrachten darf, wird gleichermaßen die Kritik in der Sichtung und die Klarheit der Darstellung bewundern. Die endokrinologische Forschung hat sich aus der ärztlichen Beobachtung entwickelt und von ihr entscheidenden Impuls erfahren. Intensivste Forschungsarbeit in der ganzen Welt — in den letzten zwei Dezennien vorwiegend in USA — hat zu Erkenntnissen geführt, welche unsere Vorstellungen über Krankheit und Krankheitsentstehung völlig neu gestaltet haben. Die hierzu notwendigen Bausteine sind in dem vorliegenden Buch markiert. Es kann wärmstens empfohlen werden.

Prof. Kaufmann-Marburg in "Deutsche Medizinische Wochenschrift"

Inhaltsübersicht: Das endokrine System. — Definition und Einteilung der Hormone. Allgemeines über die Hormone und ihre Wirkungen. — Antihormone. — Die Steroidhormone. — Die Tyrosinabkömmlinge. — Die Proteohormone. — Die Gewebshormone. Literatur- und Sachverzeichnis.

Soeben erschien:

Der intermediäre Stoffwechsel

Von Dr. Dr. Konrad Lang, o. ö. Professor der Physiologischen Chemie, Direktor des Physiologisch-Chemischen Instituts der Universität Mainz. (Lehrbuch der Physiologie in zusammenhängenden Einzeldarstellungen. Herausgegeben von Wilhelm Trendelenburg† und Erich Schütz.) Mit 29 Abbildungen. VIII, 423 Seiten. 1952.

Inhaltsübersicht: Allgemeines über den intermediären Stoffwechsel und die Methoden seiner Erforschung. — Antimetabolite. — Biologische Oxydation. — Kohlenhydrate. Alkohole und Aldehyde. — Basen. — Eiweiß und Aminosäuren. — Fette und Lipoide. Pyrrolfarbstoffe. — Nucleotide, Nucleoside, Purine, Pyrimidine, Pteridine. — Grundsätzliches über den Stoffwechsel aromatischer Substanzen. — Lokalisation der Stoffwechselprozesse in den Zellen. Literatur., Namen- und Sachverzeichnis.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN . GOTTINGEN . HEIDELBERG